АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLIV

1

ЯНВАРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1959 ЛЕНИНГРАД

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 44 (1959) № 1

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чл.-корр. АН СССР *А. А. Авакян*, *Н. А. Аврорин*, акад. ВАСХНИЛ и акад. АН УССР *П. А. Власюк*, *П. А. Генкель* (зам. главного редактора), *Л. А. Кудряшов*, *М. В. Культиасов* (зам. главного редактора), чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), *С. С. Прозоров*, *В. И. Разумов*, *К. А. Соболевская*, *А. А. Шахов*, чл.-корр. АН СССР *Б. К. Шишкин*, *М. С. Яковлев*.

EDITORIAL BOARD

A. A. Avakyan, *N. A. Avrorin*, *P. A. Henckel* (Associate Editor), *L. V. Kydryashov*, *M. V. Kultiassov* (Associate Editor), *V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *S. S. Prozorov*, *V. I. Razumov*, *K. A. Sobolevskaya*, *A. A. Shakhov*, *B. K. Schischkin*, *P. A. Vlassiuk*, *M. S. Yakovlev*.

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ XLIV

ВЫПУСКИ 1—6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1959 ЛЕНИНГРАД

ОБ АГРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКЕ И ЛОЖНЫХ ПОЗИЦИЯХ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»[1]

Одним из величайших завоеваний советского строя является небывалый расцвет науки. Как указывается в тезисах доклада товарища Н. С. Хрущева на предстоящем XXI съезде КПСС, «выдающиеся достижения ученых в области математики, механики, физики, химии, электроники, автоматики, биологии позволили успешно решить сложнейшие проблемы развития народного хозяйства, внедрить в промышленность и сельское хозяйство новейшую технику, разработать высокоэффективные методы производства».

Замечательный вклад нашей науки в развитие промышленности, сельского хозяйства, экономики и культуры страны высоко оценивается советским народом.

Все большее признание получают достижения советских ученых и за рубежом. А ведь еще несколько лет назад зарубежные недруги Советского Союза объявляли нашу науку отсталой, стоящей якобы ниже уровня мировой науки. Создание в СССР межконтинентальной баллистической ракеты, запуск первых искусственных спутников Земли и другие выдающиеся достижения ученых СССР внесли отрезвление в умы тех, кто рассчитывал на слабость советской науки, заставили их считаться с реальной действительностью.

Великая Октябрьская социалистическая революция, колхозный строй открыли широчайшие возможности для успешного развития сельскохозяйственной науки. Коммунистическая партия поставила советскую сельскохозяйственную науку на прочный фундамент диалектического материализма. Партия вырастила и воспитала многие тысячи замечательных ученых-новаторов, которыми гордится советский народ и все человечество.

Трудами выдающегося советского ученого и естествоиспытателя И. В. Мичурина вписана одна из ярких страниц в развитие биологии — одной из важных наук, имеющей большое значение для всего народного хозяйства, и в особенности для сельскохозяйственного производства. Заслуга Мичурина состоит прежде всего в том, что он поставил важнейшие законы биологии на службу человеку, показал пути переделки природы растений и животных. Общеизвестны труды в развитии мичуринского материалистического учения академика Т. Д. Лысенко и других ученых.

Работы советских ученых в области биологии оказали большое влияние на развитие науки в других странах. Крупнейшие деятели науки Китайской Народной Республики, Чехословакии, Болгарии, Румынии,

---

[1] Опубликовано в газете «Правда», № 348 от 14 декабря 1958 г.

Венгрии, Польши и других государств не раз с благодарностью говорили и говорят о значении мичуринской материалистической биологии для прогресса науки в этих странах.

Даже те, кто до недавнего времени с недоверием относился к работам советских ученых в области биологии, начинают признавать прямо, а иногда с оговорками международное значение мичуринской материалистической биологии.

Вместе с тем нельзя не отметить, что и ныне грязные потоки дезинформации все еще льются в адрес материалистической биологии со страниц ряда зарубежных изданий. Критикуя агробиологические работы академика Т. Д. Лысенко, они подвергают злобным нападкам материалистическую биологию, клевещут на советский строй. Особенно изощряются в этом западные реакционеры вроде Т. Гексли, Ф. Добжанского, которые сделали своей главной целью поношение трудов И. В. Мичурина и его последователей. Заодно с ними злобную атаку против материалистической биологической науки ведут К. Зеркль, С. Харланд, С. Дарлингтон, О. Густафсон и некоторые другие. Любопытно, что все эти деятели, до недавних пор выражавшие открытую вражду к Советскому Союзу, вдруг воспылали заботой о нашей стране, стали лицемерно сетовать по поводу того, что работы И. В. Мичурина и его последователей якобы нанесли урон сельскому хозяйству СССР и, как пишет А. Ланг (США), якобы «принятие лысенкоизма привело к серьезному регрессу русской агрономии» (Plant Science Bulletin, v. 3, № 3, 1957 г., p. 1).

Советские биологи, генетики и селекционеры успешно руководствуются в своих работах материалистическим пониманием живой природы, которое по праву связывается с именем И. В. Мичурина. В развитие и обогащение этого учения, взлелеянного всем советским строем, особенно большой вклад внес академик Т. Д. Лысенко. Год от года все большее число зарубежных ученых в разных странах мира под влиянием научных работ советских биологов и основываясь на результатах собственных исследований приходят обычно к тем же выводам, которые мичуринская агробиология давным-давно сделала.

Мичуринское направление в биологии базируется на прочном фундаменте диалектического материализма, оно продолжает и развивает великое дарвиновское учение. В этом его познавательная сила и практическая действенность. Исходя из признания единства органической формы и условий ее существования, мичуринская биология развивается как наука об управлении наследственностью и ее изменчивостью, как наука об управлении процессами эволюции в интересах общества.

Блестящей иллюстрацией действенности мичуринского учения являются работы советских селекционеров, растениеводов и животноводов.

За годы Советской власти, и особенно в последний период, наши селекционеры создали замечательные сорта, как, например, озимые пшеницы: «новоукраинка», «белоцерковская-198», сорта селекции Всесоюзного селекционно-генетического института — «одесская-3», «одесская-12», «одесская-16» и другие, занимающие у нас многие миллионы гектаров озимых посевов. То же относится к яровым пшеницам и другим культурам.

В последние десятилетия советские селекционеры и хлопкоробы обеспечили огромный скачок в поднятии урожайности хлопчатника. По урожаю хлопка наша страна занимает первое место в мире.

В селекции подсолнечника, ставшего основной культурой в производстве растительного масла, советские агробиологи, и в первую очередь академики ВАСХНИЛ В. С. Пустовойт, Л. А. Жданов и другие, добились результатов, являющихся выдающимся мировым достижением. В семенах подсолнечника в полтора раза и больше повышено содержание масла. Значительных успехов достигли наши ученые по повышению сахаристости свеклы, созданию высокоурожайных сортов и гибридов кукурузы и других культур.

Все это отнюдь не означает, что пришло время нашим агробиологам, селекционерам и другим ученым остановиться на достигнутом. Наоборот, Родина ждет от них новых больших открытий. Народному хозяйству нужны новые, более зимостойкие сорта пшеницы с хорошими хлебопекарными качествами, необходимо дальнейшее повышение сахаристости свеклы, выведение более урожайных и скороспелых сортов кукурузы. Колхозы и совхозы ждут от ученых выведения новых, более продуктивных пород животных. Практика предъявляет и немало других требований.

Работники материалистической биологии в тесной связи с миллионными массами тружеников сельскохозяйственного производства направляют свои усилия к тому, чтобы обогатить науку новыми ценными открытиями и таким образом внести свой достойный вклад в строительство коммунизма в нашей стране.

В связи с этим вызывает удивление и законное возмущение тот факт, что в нашей стране еще находятся люди, которые продолжают чернить и порочить материалистическую агробиологическую науку. Главной мишенью этих нападок сделаны работы академика Т. Д. Лысенко. В клевете на ученого-мичуринца некоторые работники дошли до того, что не гнушаются никакими средствами. И это радует недругов материалистической биологии. Они довольны, что в СССР академик Т. Д. Лысенко подвергается систематической критике, причем «эта критика бывает гораздо более резкой и язвительной, чем зарубежная критика» («World crops», № 6, 1955, стр. 243—246). Реакционная печать не без восторга стремится доказать, что теперь в СССР мичуринской биологии якобы пришел конец. Поводом для таких разглагольствований послужили выступления «Ботанического журнала» (орган Всесоюзного ботанического общества Академии наук СССР) и «Бюллетеня Московского общества испытателей природы». Главным редактором этих журналов является академик В. Н. Сукачев.

Под видом дискуссии и критического обсуждения отдельных положений мичуринского учения в биологии со страниц этих журналов уже в течение ряда лет ведется травля ученых-мичуринцев, огульно перечеркивается значение многих ценных работ.

В качестве примера можно сослаться на статью «О некоторых проблемах советской биологии» («Ботанический журнал», № 8, 1958 г.). Эта статья, пропитанная духом вражды к мичуринской материалистической агробиологии, представляет пасквиль на советскую биологическую науку.

Каждого советского человека, знающего о достижениях мичуринской агробиологии, не может не возмутить тот факт, что к славе крупнейших советских ученых, внесших большой вклад в материалистическую биологическую науку, редакция «Ботанического журнала» причисляет людей, мало чего давших нашей науке. В числе их назван, например, Н. К. Кольцов.

Уместно задать вопрос: какой же «вклад» в науку внес этот оголтелый реакционер, известный своей бредовой теорией, проповедовавшей «улучшение человеческой породы»?

Редакция журнала относит в ряды ученых, внесших «весьма ощутимый вклад» в биологическую науку, Н. П. Дубинина. Между тем известно, что за десятки лет своей научной деятельности он ничем не обогатил нашу материалистическую биологию. Работники сельского хозяйства, в том числе агрономы и другие специалисты колхозов и совхозов, занятые благородным трудом по подъему урожайности, не знают научных работ Н. П. Дубинина. И это не случайно: его работы оторваны от практики, они далеки от жизни.

Редколлегия «Ботанического журнала» объявляет не имеющим научной силы учение о стадийном развитии растений, о наследовании приобретаемых признаков, о вегетативной гибридизации. Без всяких оснований журнал заявляет о бесполезности применения практических рекомендаций, разработанных с позиций мичуринской биологии, таких, как яровизация, внутрисортовые скрещивания и т. п.

«Критики» из «Ботанического журнала» утверждают, например, что яровизация якобы отвергнута «как агроприем сельскохозяйственной практики». А как обстоит дело в действительности? Хорошо известно, что этот важный агротехнический прием много лет применялся на полях колхозов и совхозов и давал миллионы пудов дополнительного зерна.

В условиях Украинской ССР, Северного Кавказа и Поволжья применение яровизации позволяло, как известно, иметь всходы яровых культур на 4—5 дней раньше, при этом растения наиболее полно использовали запасы весенней влаги, хорошо развивались и давали на гектаре по 2—3 и больше центнеров прибавки урожая.

Ныне, когда сельское хозяйство располагает мощной техникой, позволяющей проводить весенний сев в весьма короткие сроки, не всегда оказывается необходимым яровизировать семена. Поэтому одни колхозы и совхозы продолжают сеять яровизированными семенами, другие высевают семена без яровизации. Что касается яровизации как прогрессивного метода, способствующего росту урожайности сельскохозяйственных культур, то его достоинства этим отнюдь не умаляются. При посеве проса, посадках картофеля яровизация и теперь находит широкое применение и дает свои замечательные результаты.

«Ботанический журнал» охаивает также способ внутрисортовых скрещиваний для получения семян самоопыляющихся культур. «На каких полях, в каких колхозах, — вопрошают авторы статьи, — применяется теперь метод внутрисортового скрещивания, предложенный Т. Д. Лысенко?»

По меньшей мере странно звучит этот вопрос. Только ученые, оторвавшиеся от практики, могут не знать, что семена, получаемые на многих селекционных станциях на основе применения внутрисортовых скрещиваний, после их размножения ежегодно высеваются в нашей стране на больших площадях.

Всей стране известны ценные работы по органо-минеральным смесям. На сотнях тысяч гектаров, удобренных органо-минеральными смесями, в колхозах и совхозах Белоруссии, Московской, Горьковской и других областей колхозники получают тысячи тонн дополнительного зерна, льна, овощей и других продуктов. Тысячи и тысячи колхозников, работников совхозов убедились в целесообразности этого прогрессивного мероприятия и настойчиво внедряют его в производство. Люди видят пользу органо-минеральных смесей и применяют это ценное удобрение. Но что все это для «критиков» из «Ботанического журнала»?!

Академик Т. Д. Лысенко плодотворно работает над решением важнейшей народно-хозяйственной проблемы повышения жирномолочности скота. Исходя из разработанных им теоретических положений, найдены способы получения жирномолочных коров — помесей от скрещивания жидкомолочных пород животных с жирномолочными. Выведенные в результате скрещивания животные имеют большой живой вес, дают высокие удои, обладая высоким содержанием жира в молоке — 5,2 — 5,3 процента. Подобных результатов, какие получены на ферме «Горки-Ленинские», никто в мире еще не имел.

А что можно сказать о статье В. Колданова «Гнездовые посевы древесных пород и срастание их корневых систем», напечатанной в этом же журнале в мае 1958 года? Не вдаваясь в существо проблемы, следует сказать, что автор использует тему статьи как предлог для того, чтобы еще раз очернить труды представителей материалистической биологии. В. Колданов пытается возложить на академика Т. Д. Лысенко ответственность за бесхозяйственность, допущенную при посадке лесных полос и дубрав, утверждает, будто гнездовые посевы дуба, являются основной причиной, тормозящей полезащитное лесоразведение. Приводя совершенно произвольные расчеты, В. Колданов утверждает, что материальный ущерб от применения гнездового способа посадки лесных полос составляет не менее миллиарда рублей.

В полезащитном лесоразведении действительно имели место серьезные недостатки. И уж если искать виновников допущенной бесхозяйственности в этом деле, то надо в числе первых назвать фамилию самого В. Колданова. Ведь в то время он был первым заместителем министра лесного хозяйства СССР и поэтому несет прямую ответственность за состояние лесных насаждений. Ныне тот же В. Колданов в ученом совете Института леса Академии наук СССР ухитрился защитить диссертацию, построенную на извращенном толковании трудов Т. Д. Лысенко.

А как обстоит дело в действительности? Гнездовой способ посева и посадки лесных полос, где к его внедрению отнеслись с достаточным вниманием, дал положительные результаты. Нельзя, конечно, гнездовой или другой способ рекомендовать в качестве единственного и универсального. Местные специалисты сами могут решить, какой способ для них больше подходит.

В своем поведении недруги материалистической агробиологии пренебрегли даже общепринятыми нормами вежливости и добропорядочности. Недавно Указом Президиума Верховного Совета СССР академик Т. Д. Лысенко за большие заслуги в развитии сельскохозяйственной науки и оказание помощи производству награжден высшей правительственной наградой — орденом Ленина. Вся страна с уважением чествовала ученого. Но именно к этому времени «Ботанический журнал» приурочил статью, поносящую труды передового советского ученого-мичуринца.

Никто не станет возражать против обсуждения в научной прессе любого вопроса, против научной критики тех или иных положений любого ученого. Деловая критика и деловое обсуждение разных научных проблем полезны и необходимы. Вместе с тем критика должна быть принципиальной, направленной на то, чтобы улучшать положение дел в науке, двигать ее вперед. При этом важно, чтобы критика содействовала усилению связи науки с практикой, усилению помощи ученых производству.

Но так называемая дискуссия, которая в течение ряда лет ведется на страницах «Ботанического журнала», не помогает развитию материалистической биологии, наоборот, наносит ущерб науке. Она льет воду на мельницу тех, кто заинтересован в ослаблении материалистических позиций советской биологии. Такая критика наносит большой вред преподаванию биологических дисциплин, в частности генетики, в высших учебных заведениях, а также основ дарвинизма в средних школах, отрицательно сказывается на воспитании молодежи в духе материалистического понимания развития органического мира. Подобная критика препятствует мобилизации всех сил советских ученых на решение важнейших задач, выдвинутых партией в области дальнейшего подъема народного хозяйства.

Редакция «Ботанического журнала» стоит на неправильном пути. Возникает законный вопрос: сможет ли редколлегия в ее нынешнем составе поставить работу журнала на прочные основы материалистической агробиологии?

Передовая статья от Редакции «Ботанического журнала» будет помещена в № 2

Редакция.

П. Е. Сосин

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ГАСТЕРОМИЦЕТОВ (*GASTEROMYCETES*) С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ИХ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ

(Получено 24 IV 1958)

Вопросам изучения морфологических признаков гастеромицетов, а в значительной мере и шляпочных грибов вообще, в микологической литературе даже до последнего времени не уделялось достаточного внимания. Ряд исследований, начиная с работ Фишера (Fischer, 1883, 1884, 1887, 1890, 1893, 1895, 1933), Рештейнера (Rehsteiner, 1892), Рабинович (Rabinowitsch, 1894), Бухгольца (1902, 1911), Мэра (Maire, 1902), Ллойда (Lloyd, 1905), Бамбеке (Bambecke, 1910), Аткинсона (Atkinson, 1911), Гейльмана, Федосова (1911—1913), Геймана (Gäumann, 1926), Ловага (Lohwag, 1926а, 1926б), Шварца (Schwartz, 1933), Куннингам (Cunningham, 1942) и других, посвящался изучению развития и, особенно, эволюции плодовых тел у различных видов гастеромицетов. В этих работах авторы освещают первичность, примитивность того или иного морфологического признака этих грибов или его вторичность и более высокую организацию и т. д.

Однако во всех этих исследованиях приспособительному характеру определенных морфологических признаков гастеромицетов внимания не уделялось. Между тем, представляется весьма необходимым выяснение взаимозависимости между особенностями формы и строения их организма и его отдельных частей и условиями внешней среды, а также установление закономерностей, определяющих выживание данных организмов в одних условиях и их деградацию и гибель в других.

В. И. Полянский (1954) разделяет признаки всякой систематической единицы на две группы: 1) признаки, полученные от предков в более или менее неизменном виде, первичные, древние, более стабильные и 2) признаки, приобретенные в ходе эволюции самой систематической единицей, более молодые и лабильные, вторичные. В. И. Полянский отмечает, что признаки молодые, лабильные имеют более ясно выраженный приспособительный характер, в то время как более древние признаки этот характер могли утратить, и тогда данные признаки становятся индифферентными. С этим положением Полянского нельзя не согласиться. Действительно, такой признак, как способ образования спор на базидиях, конечно, много древнее признаков образования ножки, капиллиция, колумеллы, консистенции глебы, развития и типа перидия и т. д. Этот признак — способ образования спор — в настоящее время утратил свой частный приспособительный характер и получил очень широкое распространение, в то время как многие другие морфологические особенности сохранили, как мы постараемся доказать это далее, в большей или меньшей мере свое приспособительное значение лишь для относительно небольшого количества видов.

В данной статье мы делаем попытку рассмотреть значение отдельных морфологических признаков гастеромицетов по их экологическим группам, т. е. стремимся показать приспособительный характер таких признаков для этих грибов в определенных условиях их существования.

Все гастеромицеты можно разделить на две большие экологические группы: 1) с подземными плодовыми телами (подземные условия образования и развития плодовых тел) и 2) с наземными плодовыми телами. Между этими двумя основными группами имеются переходные формы, у которых закладка плодовых тел происходит в почве (подземных условиях), но затем они выходят на дневную поверхность и находятся уже в воздушно-наземных условиях. Эту третью промежуточную группу, которая является превалирующей, мы, для удобства рассмотрения, объединяем со второй. Внутри этих групп можно произвести дальнейшее деление на подгруппы — гигрофитов, мезофитов и ксерофитов, с промежуточными подгруппами субксерофитов и субмезофитов. Гигрофиты и мезофиты — главным образом жители лесов, в то время как большинство ксерофитов являются обитателями широких степных, полупустынных и пустынных пространств.

Со средой гастеромицеты связаны чрезвычайно тесно, и на изменение внешних условий они реагируют сильнее, нежели высшие растения. Последние имеют целый ряд достаточно совершенных приспособительных признаков, обеспечивающих их более или менее нормальное существование при наступлении временных неблагоприятных для них условий. В результате длительной эволюции в воздушно-наземных условиях среды, достаточно изменчивой во времени и в пространстве, у высших растений возникла чрезвычайно широкая и глубокая дифференциация тела на весьма специализированные вегетативные и репродуктивные органы, хорошо защищенные от неблагоприятных условий. У этих растений образовался также ряд высокоспециализированных тканей и клеток, выполняющих одну или несколько функций в условиях более или менее изменяющейся внешней среды. Вот почему мелкие, незначительные, временные изменения условий не так заметно отражаются на высших растениях. Другое положение мы наблюдаем у гастеромицетов: их вегетативное тело — грибница — дифференцировано чрезвычайно слабо. Распространяясь в почве, гнилой древесине, в мертвых растительных остатках, грибница, состоящая из сплетения недифференцированных или слабо дифференцированных гиф, естественно, очень сильно зависит от состояния субстрата, его физических и химических изменений, от изменений его влажности, температуры, реакции, а плодовые тела, кроме того, — от температуры и влажности воздуха и т. д. Поэтому даже не очень резкие изменения условий внешней среды влияют на развитие гастеромицетов. Их плодовые тела более дифференцированы, нежели грибница, но все же у значительной части представителей этой группы грибов приспособительные признаки плодовых тел развиты не настолько сильно, чтобы они могли длительный период существовать при резких отклонениях условий внешней среды от нормы. Понижение температуры почвы и воздуха, уменьшение влажности почвы, исчезновение лесной подстилки довольно быстро прекращают их развитие. Мы полагаем, что эти же обстоятельства являются причиной сравнительно быстрого развития плодовых тел гастеромицетов.

Приспособительный характер морфологических признаков подземных форм гастеромицетов

Рассматривая вопрос о приспособительном характере морфологических признаков подземных гастеромицетов, мы должны, в первую очередь, учесть особенности той среды — почвы, в которой образуются и развиваются грибница и плодовые тела этих грибов. Почва, по сравнению с воздушно-наземной средой, обладает целым рядом особенностей: ее плотность, удельный вес чрезвычайно высоки и постоянны; ее температура и влажность изменяются медленно и являются тоже более постоянными. Скважность почвы чрезвычайно незначительна, и аэрация ее в большей или меньшей мере затруднена. Все эти свойства почвы в той или иной степени зависят от ее механического и химического состава и от высших растений, произрастающих на ней. Имеют значение для гастеромицетов и реакция почвы, ее мертвая подстилка и т. д.

Подземные гастеромицеты произрастают почти исключительно в лесных ценозах. Грибница подземных и надземных форм гастеромицетов, как правило, представляет собою сплетение белых бесцветных гиф, пронизывающих субстрат и не имеющих защитных приспособлений. Это обстоятельство объясняется тем, что гифы грибницы питаются за счет окружающего их субстрата, и их оболочки должны быть проницаемы для воды и питательных веществ. Таким образом, в этих условиях и при данной функции гиф толщина оболочек их клеток и их проницаемость являются приспособительными признаками. Однако как только гифы мицелия начинают выполнять другие функции — накопления запасных питательных веществ, защиты против неблагоприятных внешних условий, проведения питательных веществ и т. д., — у мицелия возникают новые признаки, являющиеся приспособлениями к выполнению новых функций. Гифы мицелия переплетаются и образуют тяжи — ризоморфы. У таких тяжей верхний слой образован плотно переплетенными гифами, имеющими часто мертвые клетки с окрашенными толстостенными оболочками. Внутренняя, сердцевинная часть ризоморф образована живыми гифами, состоящими из клеток, заполненных запасными питательными веществами, и, кроме того, из клеток с большим диаметром. Внешний, уплотненный, толстостенный слой гиф ризоморфа, состоящий из мертвых клеток, выполняет защитную функцию, в то время как внутренний слой несет запасающую и проводящую функции. В сердцевинной части идет накопление запасов пластических веществ, а также передвижение последних по широким просветам гиф; это передвижение становится особенно интенсивным в период образования плодовых тел. Такие ризоморфы наблюдаются у значительной части гастеромицетов (у представителей семейств *Hymenogastraceae*, *Hysterangiaceae*, *Sclerodermataceae*, *Lycoperdaceae*, *Nidulariaceae*, *Clathraceae*, *Phallaceae*).

Иногда ризоморфы становятся довольно толстыми, достигая 5—12 мм в поперечнике и нескольких метров в длину, и напоминают своим внешним видом корни высших растений; они помогают большему охвату территории, на которой появляются плодовые тела, и тем самым содействуют распространению гриба. Чрезвычайно большие ризоморфы мы наблюдаем у представителей семейств *Hymenogastraceae*, *Sclerodermataceae*, *Nidulariaceae*, *Phallaceae*.

Как показывают наши исследования, у представителей семейств *Hymenogastraceae* и *Hysterangiaceae* количество подземных плодовых тел на мицелии обычно невелико, колеблясь от 2 до 5 на грибницу; их размеры также невелики, достигая в большинстве случаев величины ореха лещины и не превышая размеров грецкого ореха. Эти особенности подземных плодовых тел полностью соответствуют условиям подземной жизни: почва не дает возможности плодовому телу распространять споры на большое расстояние; благодаря значительной плотности и большому удельному весу она затрудняет разрастание плодового тела до значительных размеров; накопец, спороносящая масса не достигает значительной величины. Все эти признаки подземных плодовых тел носят явно выраженный приспособительный характер.

Подземные плодовые тела в большинстве случаев образованы первичным сплетением гиф, без дифференциации на покрывающую и центральную части. При этом возникает простой, слабо развитый перидий, который порою (*Gautieria*) совершенно исчезает, и в этих случаях спороносные камеры открываются непосредственно наружу. Такой перидий часто не отграничен от спороносной части или же крепко срастается с последней. Эта простота строения перидия вполне соответствует сравнительному постоянству почвенной среды, в которой образуются подземные плодовые тела, и также носит приспособительный характер. Простой перидий свойствен представителям семейства *Melanogastraceae* и некоторым представителям семейств *Hymenogastraceae* (*Rhizopogon*, *Hymenogaster*, *Richoniella*, *Gymnoglossum*), *Hysterangiaceae*, *Hydnangiaceae*, *Clischrodermaceae* и *Sclerodermataceae*.

У ряда гастеромицетов с подземными плодовыми телами образуется вторичный, трамовый перидий. Он более плотный, двух-многослойный, лучше защищает спорообразующую часть плодового тела от неблагоприятных условий среды. Часто его поверхностные слои желатинируются, обращаются в студенистую массу и, таким образом, предохраняют плодовое тело от высыхания. Такой тип перидия свойствен представителям семейства *Hysterangiaceae* и является среди современных видов высшей формой приспособления к подземным условиям существования.

Подземные плодовые тела не раскрываются, а их содержимое (споры) освобождается и попадает во внешнюю среду при сгнивании плодового тела, либо при помощи личинок, насекомых, жвачных, всеядных и других животных, поедающих плодовые тела и извергающих непереваренные споры в разных местах. У этих подземных плодовых тел, кроме определенного запаха, мясистой или слизистой консистенции, привлекающих указанных животных и имеющих приспособительный характер, никаких других приспособлений к рассеиванию спор (высевающие отверстия, капиллиций) не образуется. Подземные плодовые тела исключительно сидячие, у них нет ножек; это свойство характерно для всех представителей семейств *Melanogastraceae*, *Hymenogastraceae*, *Hysterangiaceae* и вполне соответствует условиям их существования.

Приспособительный характер морфологических признаков наземных форм гастеромицетов

Плодовые тела гастеромицетов, развивающихся на поверхности почвы, находятся в совершенно других условиях, нежели у форм с подземными плодовыми телами. Воздушно-наземная среда с крайне незначительным удельным весом и плотностью, непостоянной влажностью и температурою воздуха крайне изменчива, и естественно, что в этих условиях у плодовых тел должны были возникнуть иные приспособительные признаки. Так как условия существования на открытых степных и пустынных пространствах отличаются от таковых в лесах, то мы и рассмотрим отдельно морфологические признаки гастеромицетов с точки зрения их приспособленности к жизни в лесных массивах и в степях.

1. Приспособительный характер некоторых морфологических признаков наземных лесных форм гастеромицетов. В лесу, с его рыхлой мертвой подстилкой, создается бóльшая увлажненность и лучшая аэрация почвы; большая поверхность ветвей кроны деревьев и листвы уменьшает силу ветра, создает большую влажность воздуха, понижает его температуру и т. д. В результате этого в условиях леса развиваются в большинстве случаев гигрофильные, мезофильные и субмезофильные формы гастеромицетов.

У гастеромицетов, имеющих наземные плодовые тела и живущих в лесу, мицелий часто образует ризоморфы, состоящие, как мы указывали выше, из внешнего слоя плотно переплетенных гиф с окрашенными толстостенными оболочками мертвых клеток, носящего защитную функцию, и внутреннего сердцевинного слоя, образованного живыми гифами, с клетками, часто широкими, заполненными запасными питательными веществами; эта часть ризоморф несет функции накопления запасных веществ и их передвижения и функцию распространения гриба путем охвата ризоморфами определенной территории и образования новых плодовых тел. Таким образом, у наземных лесных гигрофильных и мезофильных гастеромицетов ризоморфы, так же как и у подземных форм, имеют приспособительный характер; он хорошо выражен у представителей *Lycoperdon*, *Bovista*, *Calvatia*, *Mycenastrum*, *Phallus* и др.

С выходом на дневную поверхность внешние условия образования и развития плодовых тел изменяются, а вместе с тем изменяются и формы, и особенности строения, размер и количество плодовых тел на грибнице. Здесь нет тех условий, которые бы препятствовали развитию крупных плодовых тел; среда, в которой они развиваются, не плотная, ее удельный вес незначительный. Поэтому в воздушно-наземной среде размеры плодового тела, а вместе с тем и спорообразующей массы, могут очень сильно увеличиться. Значительная масса спор обеспечивает дальнейшее распространение вида. Среди представителей, имеющих крупные плодовые тела, мы можем отметить таких «гигантов», как *Calvatia gigantea* (Vaill.) Morg., плодовые тела которой, размером 60×45×30 см, сохраняются в музее Института ботаники Академии наук УССР.. Конечно, такие «гиганты» среди гастеромицетов леса — явление редкое, но представители, имеющие плодовые тела в 7—10 и более см, встречаются довольно часто, особенно среди родов *Calvatia*, *Scleroderma*, *Mycenastrum*, *Lycoperdon*, *Phallus* и др. В то же время можно часто наблюдать появление на мицелии не одного такого плодового тела, а нескольких — от 3 до 7 и более.

Однако у ряда представителей гастеромицетов, образующих наземные плодовые тела и произрастающих в лесах, можно отметить и мелкие плодовые тела (представители родов *Cyanthus*, *Nidularia*, *Crucibulum*, *Lycoperdon* и т. д.), размером в 2—15 мм. В этом случае, как правило, плодовые тела появляются на мицелии в значительном числе и в то же время размещаются группами. Мы должны считать, что размеры плодовых тел и их групповое размещение также носят приспособительный характер, обеспечивающий лучшее сохранение и распространение вида.

Если перидий наземных плодовых тел гастеромицетов простой, без глубокой внутренней дифференциации (например, у представителей рода *Scleroderma*), то он достигает большей или меньшей толщины и сравнительно хорошо защищает внутреннюю спороносную часть от неблагоприятных внешних условий, в первую очередь от высыхания (даже в условиях сосновых боров на сухих песчаных почвах). У более высокоорганизованных гастеромицетов перидий более сложного строения; у лесных представителей семейств *Lycoperdaceae* и *Geastraceae* он дифференцирован на экзоперидий и эндоперидий, имеющие различное приспособительное значение.

Экзоперидий состоит из трех слоев: 1) мицелиального, образованного рыхло переплетенными гифами, охватывающими все плодовое тело, часто при созревании разламывающегося и сбрасываемого; 2) среднего слоя — бородавчатого, шиповатого, игольчатого, чешуйчатого, отрубистого, пластинчатого, мучнистого или гладкого, часто разрушающегося при созревании и частично либо полностью слущивающегося и только изредка сохраняющегося (роды *Lycoperdon*, *Calvatia*); 3)внутреннего, псевдопаренхиматического слоя, довольно толстого, состоящего из рыхло переплетенных гиф с изодиаметрическими клетками; этот слой также часто слущивается, а на вершине плодового тела сильно утончается.

Этот сильно дифференцированный экзоперидий несет исключительно защитную функцию, предохраняя до созревания внутреннюю спорообразующую массу плодового тела от высыхания, пониженных и повышенных температур и т. д. Однако, в силу относительного постоянства условий среды под покровом леса, у перидия наземных плодовых тел не происходит корковения клеточных оболочек гифов, защищающих плодовое тело от высыхания.

Эндоперидий образован внешней периферической частью внутреннего содержимого плодового тела, так называемой трамой, непосредственно окружающей спороносящую массу. Строение, консистенция и другие особенности эндоперидия чрезвычайно разнообразны и целиком соответствуют тем или иным условиям существования, т. е. носят приспособительный характер. У обитателей широколиственных лесов — мезофитов — эндоперидий преимущественно тонкий, бумагообразный или перепончатый (представители родов *Lycoperdon*, *Bovistella*, *Geastrum*), в то время как у представителей сухих хвойных лесов (*Calvatia*, *Mycenastrum*) он толстый, корковый, имеющий функцию защиты от высыхания. Раскрытие эндоперидия у лесных форм происходит различно. Как правило, у низших форм он раскрывается неправильным разрывом или полным разрушением всей его верхней части (*Calvatia*, *Mycenastrum*). У более высокоорганизованных форм он раскрывается правильным отверстием на вершине (*Lycoperdon*, *Bovistella*); порой выходное отверстие образуется на особом, более или менее конусовидном выросте — перистоме (род *Geastrum*). Правильное отверстие на вершине перидия, а особенно образование перистома, мы рассматриваем как приспособление для постепенного высеивания спор, что создает бóльшую вероятность попадания их в благоприятные условия и последующего их прорастания.

В лесных условиях, где нет сильных ветров и споры не имеют возможности рассеиваться ветром на далекие расстояния, очень редко образуются ложные или настоящие ножки (*Scleroderma verrucosum*, *Lycoperdon pyriforme*, *L. perlatum* и др.). Однако у такого вида, как *Phallus impudicus*, споры которого разносятся при помощи насекомых, имеется рецептакул. Он состоит из трубчатого сплетения гиф, заполненного камерами с псевдопаренхиматическими стенками, и представляет собою дифференцированную часть спорообразующей массы плодового тела. Рецептакул поднимает «шляпку» с зеленоватой слизистой глебой на определенную высоту над уровнем почвы, что делает ее более заметной для насекомых и таким образом способствует лучшему распространению спор; следовательно, он имеет приспособительный характер. Этот рецептакул не имеет особых защитных приспособлений, предохраняющих от испарения, и для приведения его в тургесцентное состояние требуется очень большое количество воды, которое он получает из внутренней студенистой части перидия. Таким образом, желатинирование внутренней части перидия и накопление в ней значительных запасов воды также имеет приспособительное значение, ускоряя вынесение споровой массы на шляпке рецептакула.

Образование ложной ножки и рецептакула происходит за счет уменьшения спорообразующей массы глебы. Этот антагонизм между развитием спорообразующей массы и стерильной части плодового тела (ложной ножки и рецептакула) хотя и приводит к уменьшению количества спор, но благодаря поднятию споровой массы на некоторую высоту над поверхностью почвы компенсируется их лучшим распространением в пространстве и, таким образом, имеет приспособительное значение.

У наземных плодовых тел гастеромицетов, споры которых в большинстве случаев распространяются ветром, возникло новое образование — капиллиций. Капиллиций образуется при созревании плодового тела. Трамовые пластинки при этом разрушаются, но часть гиф этих пластинок остается неизменной и образует простые или разветвленные нити. Капиллиций, размещаясь в споровой массе, приводит последнюю в разрыхленное состояние, что позволяет спорам лучше высеваться из плодового тела, ибо нити капиллиция при уменьшении влажности сокращаются, а при ее увеличении удлиняются (виды *Lycoperdon*, *Bovistella*, *Bovista*, *Mycenastrum*, *Geastrum*). При переплетении нитей капиллиция в одну массу и отрыве плодового тела от грибницы или при выпадении глебы из плодового тела и переносе ее ветром происходит постепенное высеивание спор. Это создает бо́льшую вероятность попадания спор в благоприятные условия и их прорастания (*Bovistella*, *Mycenastrum*, *Calvatia*). Таким образом, капиллиций имеет приспособительный характер, способствуя лучшему распространению спор гастеромицетов с наземными плодовыми телами. Однако у представителей порядка *Phallales*, где споры распространяются с помощью насекомых, капиллиций как ненужное приспособление отсутствует.

2. Приспособительный характер некоторых морфологических признаков наземных плодовых тел степных форм гастеромицетов. Широкие открытые пространства степей, полупустынь и пустынь характеризуются рядом климатических, почвенных и других особенностей. На открытых пространствах юга и юго-востока СССР климат резкоконтинентальный, с сильными колебаниями температуры воздуха и почвы, часто с высокой температурой летом и низкой — зимой, обычно со значительной сухостью воздуха и незначительной влажностью почвы; подпочва здесь довольно легко проницаемая, инсоляция чрезвычайно сильная, тут дуют мощные, часто сухие и жаркие юго-восточные ветры, дождевых осадков мало и т. д. Все эти особенности определяют развитие и формы плодовых тел гастеромицетов. В условиях открытых пространств степей, полупустынь и пустынь гастеромицеты образуют, как правило, наземные плодовые тела; если плодовое тело в некоторых случаях и возникает под землей, то к моменту созревания оно всегда выходит на дневную поверхность. Это можно объяснить тем, что фактором распространения спор гастеромицетов в степях, полупустынях и пустынях является главным образом ветер; другие факторы — вода и животные — участия в распространении спор этих грибов почти не принимают. Плодовые тела степных и пустынных гастеромицетов в ряде случаев достигают весьма крупных размеров. Среди них мы можем отметить таких «гигантов», как плодовые тела *Battarrea phalloides* до 47 см высотой и 8 см в поперечнике (в спороносной части), *Phellorinia inaequalis* свыше 20 см высотой и т. д. Гастеромицетов, имеющих плодовые тела размером в 5—10 см и более встречается довольно много (*Montagnea*, *Podaxis*, *Calvatia*, *Mycenastrum*, *Bovista*, *Myriostoma* и др.). Это приводит к увеличению количества спор и, таким образом, к сохранению и более широкому распространению вида; следовательно, так же как у лесных форм, размер плодового тела здесь носит приспособительный характер.

У степных и пустынных гастеромицетов в более сильной степени, нежели у наземных лесных форм, мы наблюдаем развитие ризоморф, несущих те же функции — запасающую, передвижения веществ и расширения занимаемой видом территории. Однако кроме этих приспособлений, гастеромицеты, произрастающие в ксерофитных условиях, в степях и пустынях, па своих ризоморфах, идущих в более глубокие слои почвы, образуют песчаные футляры. Выделяя вещества, цементирующие песок, они образуют вокруг себя мелкие капилляры, по которым вода из почвы поступает в грибницу и ее плодовые тела, и обеспечивают, таким образом, в условиях засушливых местностей, более или менее достаточный приток воды. Такие песчаные футляры наблюдались И. Г. Борщевым у ряда гастеромицетов Средней Азии. Мы встречали их у некоторых представителей родов *Disciseda*, *Scleroderma*, *Mycenastrum*, *Tulostoma* и других, в условиях полупустынь Заволжья и южных степей Украины, например на пустынных песках, особенно Цюрупинского и Голопристанского районов Николаевской области. Эти песчаные футляры на ризоморфах очень напоминают такие же песчаные футляры, образующиеся на корнях пустынных высших растений. Образование футляров у ризоформ гастеромицетов и на корнях высших растений несомненно имеет приспособительный характер, так как в других условиях у этих же видов растений они не встречаются.

Перидий у большинства степных и пустынных форм гастеромицетов достигает значительной толщины (*Scleroderma*, *Calvatia*, *Mycenastrum*, *Phellorinia*, *Dictyocephalos*, *Battarrea*), причем у последних пяти родов он сложный, вторичный, образованный трамою; эндоперидий у видов *Calvatia*, *Mycenastrum*, *Phellorinia*, *Dictyocephalos* толстый, оболочки клеток его гиф пропитаны субериноообразным веществом, и до созревания плодового тела он хорошо защищает спороносящую часть от неблагоприятных внешних условий, особенно от иссушающего действия юго-восточных ветров и высокой температуры.

У таких представителей степных и пустынных форм, как *Tulostoma* и *Battarrea*, внутренняя часть эндоперидия образует толстый студенистый слой, защищающий в молодом возрасте внутреннюю спорообразующую часть плодового тела от неблагоприятных условий среды и, в первую очередь, от высыхания. Эти роды не имеют коркового эндоперидия.

Значительное число степных и пустынных форм гастеромицетов (*Battarrea*, *Tulostoma*, *Podaxon*, *Montagnea*, *Gyrophragmium*, *Phellorinia*) образует более или менее высокую ножку, превышающую в 2—6 раз диаметр спороносящей части и достигающую 3—42 см в высоту. Ножка, представляя собою разросшееся основание колумеллы, выносит спороносящую массу на более или менее значительную высоту над поверхностью почвы и является приспособлением, содействующим лучшему рассеиванию спор; таким образом, ножка обеспечивает более широкое распространение вида.

Так же как и лесные формы гастеромицетов с наземными плодовыми телами, степные формы образуют капиллиций, разрыхляющий споровую массу и способствующий лучшему высеиванию спор. Однако среди степных форм хорошо развитый капиллиций имеется преимущественно у«сидячих» видов, не образующих ножки, глеба которых выпадает из плодового тела и переносится ветром по поверхности почвы; при этом глеба постепенно распадается на отдельные куски и высевает споры. Сюда относятся виды родов *Bovista*, *Calvatia*, а также *Trichaster melanocephalus* и *Mycenastrum corium*. Более или менее длинные нити капиллиция, часто разветвленные (*Bovista*, *Mycenastrum*, *Trichaster*) и перепутанные между собою, создают своего рода «перекати-поле» — комок глебы, долгое время переносимый ветром с одного места на другое.

Порою все плодовое тело отделяется от мицелия и долгое время переносится ветром по поверхности почвы. Форма таких плодовых тел обычно округлая, почти шаровидная (*Bovista*, *Discidesa*). Эти особенности также являются приспособлением к лучшему распространению спор. У видов степных и пустынных гастеромицетов, имеющих более или менее хорошо развитую ножку, капиллиций развит значительно слабее, в виде коротких нитей (*Battarrea*, *Tulostoma*, *Phellorinia*), либо даже отсутствует. Эту особенность можно объяснить тем, что поднятие спороносной части плодового тела над поверхностью почвы приводит к улучшению рассеивания спор и распространению их по значительной территории; при этом, например у *Battarrea*, происходит отделение верхней части плодового тела и полное раскрытие споровой массы, которая легко сдувается ветром и не требует особых приспособлений для своего разрыхления.

Заключение

Разобранные выше в качестве примеров отдельные морфологические признаки плодовых тел и грибницы гастеромицетов, произрастающих в различных экологических условиях, показывают, что эти основные признаки носят приспособительный характер и отвечают условиям существования тех или других экологических групп. Конечно, мы далеки от того, чтобы считать, что всякий морфологический признак является приспособительным. В этом отношении мы вполне согласны с В. И. Полянским, который указывает, что нельзя, исходя из приспособительного характера эволюционного процесса в целом, делать поспешные выводы о том, что любая морфологическая особенность всегда является приспособлением.

В данной работе мы стремились показать связь организма гастеромицетов со средой, образование у них таких признаков (или сохранение прежних, хотя бы и весьма примитивных, первичных), которые соответствуют условиям среды. Вместе с тем мы должны отметить, что при переходе от наземного образования плодовых тел к их подземному образованию естественно могут возникать процессы редукции, упрощения ряда морфологических признаков, в соответствии с новыми условиями существования. Мы полагаем, что данная работа явится полезной для решения вопросов, касающихся взаимоотношений организма гастеромицетов со средой и направления эволюционного процесса у этих грибов.

ЛИТЕРАТУРА

Борщев И. Г. (1865). Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. Прилож. к т. VII «Записок Академии наук», I, гл. «*Fungi*». — Бухгольц Ф. В. (1902). Материалы к морфологии и систематике подземных грибов *Tuberaceae* и *Gasteromycetes*. — Бухгольц Ф. В. (1911). Новые данные к морфологии и цитологии подземных грибов. — Гейльман В. И. и К. Федосов. (1911—1913). К анатомии и истории развития *Lycoperdon pyriforme* Rupp. Бот. зап., *XXIX*. — Головин П. Н. (1911). Грибы песчаных пустынь Средней Азии. Тр. Узбекск. фил. АН СССР, сер. XI, бот., *1*. — Головин П. Н. (1945). Грибная флора Средней Азии. Экологические типы грибов Средней Азии. Изв. АН Узбекск. ССР, *5*. — Зерова М. Я. (1950). *Scleroderma verrucosum* Pers. один из мікоризних грибів деревних порід в умовах степу Української РСР. Бот. журн. АН УРСР, 4. — Петров М. П. (1935). Экологический очерк растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в юго-восточных Кара-Кумах. Пробл. растениеводч. освоения пустынь, *4*. — Полянский В. И. (1954). О значении приспособительных признаков в систематике. Бот. журн., 5. — Сорокин И. В. (1876). История развития *Scleroderma verrucosum*. Прилож. к 4-му засед. Общ. естествоиспытат. при Казанск. унив., 23 января 1876 г. — Сосін П. Е. (1954). Матеріали до екології гастероміцетів Української РСР. Наукові зап. Полтавськ. державн. педінст. ім. В. Г. Короленко, *VII*. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Atkinson G. F. (1911). Origin and taxonomic value of the veil in *Dictyophora* and *Ithyphallus*. Bot. Gaz., *51*. — Bambecke van Ch. (1910). La relation du mycelium avec le carpophore chez *Ityphallus impudicus* ex *Mutinus caninus*. Mémoir. Acad. Roy. Belg., 2 sér., 2. — Cunningham G. H. (1942). The *Gasteromycetes* of Australia and New Zealand. — Fischer Ed. (1883). Beiträge zur Kenntnis exotischer Pilze. Hedwigia, *XXXII*, 2. — Fischer Ed. (1884). Zur Entwicklungsgeschichte der *Gasteromycetes*. Bot. Zeitschr., *42*. — Fischer Ed. (1887). Zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Phalloideen. Ann. du Jard. bot. de Buitenz. VII. — Fischer Ed. (1890

1893). Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Systematik der Phalloideen. Denkschrift der Schweiz. Naturforsch. Ges., *XXXII* (1890), *XXXIII* (1893). — Fischer Ed. (1895). Die Entwicklung der Fruchtkörper von *Mutinus caninus* (Huds.) Fr. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., *XIII*. — Fischer Ed. (1933). *Gasteromycetes*. In Engl. und Prantl's «Die natürl. Pflanzenfamilien» Aufl. 2, *7-a*. — Gäumann E. A. (1926). Vergleichende Morphologie der Pilze. — Heim R. (1942). Les Champignons de termetières. Nouveaux aspects d'une problème de biologie et de systématique générales. Rev. Sci., *80* (2). — Lloyd C. G. (1905). The genus *Lycoperdon* in Europe. Mycol. Not., *19*. — Lohwag H. (1926a). Die Homologien in Fruchtkörperbau der höheren Pilze. — Lohwag H. (1926б). Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Gasteromyceten. Beitr. Bot. Centralbl., II, *46*. — Maire R. (1902). Recherches cytologiques et taxonomiques sur le *Basidiomycetes*. Bull. Soc. Mycol. de France, *18*. — Rabinowitsch L. (1894). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Gasteromyceten. Flora, *79*. — Rehsteiner H. (1892). Beiträge zur Entwicklungsgechichte der Fruchtkörper einiger Gasteromyceten. Bot. Zeitschr., *50*. — Schwartz D. (1933). Some cultural characters of species of *Lycoperdaceae*. Amer. Journ. Bot., *XXII*. — Singer R. (1951). The *Agaricales* (Mushroom) in modern taxonomy. Lilloa, *XXII*.

Полтавский государственный
педагогический институт.

THE EVALUATION OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF *GASTEROMYCETES* WITH RESPECT TO THEIR ADAPTIVE SIGNIFICANCE

By **P. E. Sosin**

SUMMARY

This article reviews the adaptive significance of some morphological characters of *Gasteromycetes*. The adaptive character of the mycelium, peridium, receptacle, stipes and capillitium has been separately discussed for subterranean and superterranean forest and steppe forms. Particular attention has been paid to the dependence of different ecological groups of *Gasteromycetes* and their morphological characters on certain environmental conditions.

Е. В. Ивановская

СТРОЕНИЕ ЭНДОСПЕРМА ЗЕРНОВОК, ПОЛУЧЕННЫХ ОТ ОПЫЛЕНИЯ ПШЕНИЦ (*TRITICUM DURUM* И *TR. VULGARE*) ЭЛИМУСАМИ (*ELYMUS ARENARIUS* И *E. GIGANTEUS*)

С 10 рисунками

(Получено 17 V 1957)

Для того, чтобы выяснить, почему не прорастают гибридные зерновки, необходимо исследование их эндосперма и зародышей.

Изучение эндосперма имеет и самостоятельный интерес в связи с теми гипотезами, которые существуют относительно его роли (Модилевский, 1950, 1953). При гибридизации происходит изменение зародыша и эндосперма, обусловленное наследственной природой объединяющихся при оплодотворении элементов. Познание этих изменений, также весьма интересно и важно. Наконец исследование гибридного материала может дать новые сведения о формообразовании, так как у организмов в результате скрещивания нарушается обычный ход развития и у них обнаруживаются разнообразные, часто крайние вариации, отражающие потенциальные возможности их развития. При этом нередко происходит возврат к уже отметенным отбором формам, а в некоторых случаях возникают новообразования, показывающие, по какому пути может развиваться организм. Совершенно справедливо отмечает Я. С. Модилевский (1950 : 29), «Однотипность же эмбриологических процессов, характерная для типового оплодотворения при нормальном сочетании особей той же растительной формы, напротив, не дает подходящего материала для вскрытия всей сложности комплекса процессов, протекающих при плодообразовании». Это лишний раз подтверждает необходимость изучения гибридного материала.

В настоящей статье излагаются результаты исследования строения эндосперма гибридных зерновок, полученных от скрещивания пшениц (*Triticum durum* Desf. и *Tr. vulgare* Vill.) с элимусами (*Elymus arenarius* L. и *E. giganteus* Vahl.).

Нами использован материал, полученный при работах, проводившихся над руководством Н. В. Цицина, по селекции с привлечением диких видов злаков.

Гибридные зерновки были предоставлены нам для исследования селекционерами В. Е. Писаревым и А. А. Рагулиным. Микроскопическое изучение эндосперма проводилось на кафедре генетики и селекции Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

Зародыши гибридных зерновок, полученных от скрещивания твердой пшеницы с элимусами (*Elymus arenarius* и *E. giganteus*), прорастали только после вычленения их из зерновок и переноса на искусственную питательную среду. Методика этих опытов описана нами ранее (Ивановская, 1946). Некоторое количество (1%) зерновок, полученных от скрещивания элимуса с мягкой пшеницей, по данным В. Е. Писарева (1944), прорастало в обычных условиях.

Гибридные зерновки, возникающие при скрещивании пшениц с элимусами, представляют собой щуплые, а часто чрезвычайно щуплые образования. Уже при рассматривании оболочек зрелых гибридных зерновок мы натолкнулись на физиологические дефекты, которые проявлялись в морфологических изменениях. Так, в мезокарпии обычной пшеницы крахмал имеется лишь в начале формирования зерновки, затем он исчезает, потребляется и сам мезокарпий. В зрелой же гибридной зерновке мезокарпий представлен многорядной тканью, сохранившей клеточную структуру; клетки его наполнены мелкими крахмальными зернами одинаковой величины, расположенными у клеточных стенок.

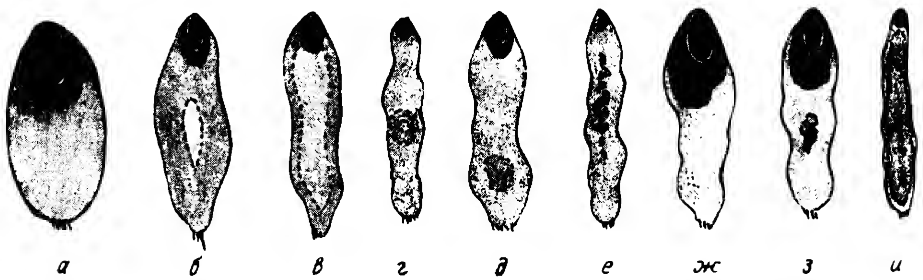


Рис. 1. Формы эндосперма и зародыша (схема).

а — пшеница; *б* — *и* — гибриды; *б*, *в* — эндосперм в поперечном разрезе.

Таким образом, ткани оболочек гибридных зерновок слабее используются зародышем и эндоспермом, чем ткани обычных зерновок. Это следует объяснить слабой активностью ферментативных систем растущих элементов гибридных зерновок.

Плодовая оболочка зерновок пшеницы и гибридов своими поперечными клетками (хлорофиллоносным слоем) плотно срастается с семенной оболочкой. Наблюдающийся иногда разрыв в оболочке зерновки происходит не по границе между плодовой и семенной оболочками, а в тканях мезокарпия.

На срезах через некоторые гибридные зерновки заметно, что слой поперечных клеток развит очень сильно и подобно волнистой мантии лежит внутри полости полупустой зерновки. Это дает основание думать, что размеры (площадь) данного слоя в гибридном зерне не зависят от степени развития эндосперма, а следовательно и в обычном зерне величина этого слоя определяется не растяжением его эндоспермом, а особыми физиологическими причинами.

При намачивании щуплые зерновки округляются, и полости внутри них заполняются водой. Их неправильно сформированные оболочки способны поглощать и передавать внутрь зерна огромные количества воды.

При вскрытии зерновки становится очевидным чрезвычайно слабое развитие ткани эндосперма.

На рис. 1 изображены различные формы эндосперма (такой вид они имеют, если со спинной части зерновки снята оболочка). На рис. 1, *а* представлена зерновка пшеницы, все остальные рисунки изображают зерновки гибридов. Форма эндосперма сильно варьирует. В некоторых случаях он располагается по стенкам зерновки или имеет вид небольшого колечка, расположенного в центре ее, или, наконец, представляет собой просто бесформенный комочек ткани; при этом определенные скрещивания дают зерновки с определенной морфологией эндосперма (см. таблицу). Упомянем еще, что эндосперм многих зерновок гибрида *Triticum durum* сорт Палестинка×*Elymus arenarius* имеет вид небольшого овала, согнутого под прямым углом.

Различие форм эндосперма связано с характером группировки ядер на ядерной стадии его развития и также с тем, что после возникновения клеток деление их у каждой гибридной комбинации происходит в определенном направлении. В результате эндосперм приобретает характерную для данной гибридной комбинации форму.

Нам встречались зерновки, которые совершенно не имели эндосперма, хотя в некоторых из них находился крупный, хорошо дифференцированный зародыш.

Мы изучали влияние эндосперма на способность зародышей развиваться в питательной среде, а также особенности развития и форму самого эндосперма. Данные по одной из групп гибридного материала представлены в таблице (стр. 22). В этой таблице исследованные эндоспермы разбиты на 6 групп по степени их развития.

Из данных, представленных в таблице, видно, что значительное количество зародышей чрезвычайно щуплых зерновок тронулось в рост. Особенно интересно, что прорастало значительное количество зародышей из лишенных эндосперма зерновок (графа со знаком ноль). Развитые зародыши из таких зерновок не только трогались в рост, но и давали мощные растения. Зародыш из подобной же зерновки гибрида *Triticum durum* сорт Палестинка×*Elymus arenarius* дал также мощное растение.

Попутно отметим, что у гибридного ячменя (*Hordeum jubatum* L.× ×*H. nodosum* Bieb.)×*H. vulgare* L. сорт Фридрихсвертер встречались зерна, в которых эндосперм совершенно отсутствовал; зерновка состояла только из прозрачных оболочек, покрывающих хорошо развитый зародыш. Зародыши этих, лишенных эндосперма зерновок оказались в значительной степени жизнеспособными. Следовательно, количество тронувшихся в рост зародышей не находится в связи со степенью развития гибридного эндосперма в сформировавшейся зерновке, находящейся на конечной стадии развития. Отсутствие эндосперма в зрелых, убранных осенью зерновках не препятствует формированию дифференцированного зародыша и его прорастанию на питательной среде. Однако трудно себе представить развитие из зиготы зародыша, без участия эндосперма. Вероятно, в подобных случаях недоразвитый эндосперм все же образуется на раннем этапе развития зерновки, но затем он поглощается зародышем, сыграв определенную положительную роль.

Исследования М. С. Яковлева (1950), а также В. Г. Александрова и О. Г. Александровой (1953, 1954), над зерновкой пшеницы показали, что часть молодого эндосперма, примыкающая к развивающемуся зародышу, в значительной мере поглощается последним. Эта базальная часть эндосперма окрашивается гематоксилином в более темный цвет, чем остальная его часть, т. е. содержит в плазме большее количество базофильных (кислых) белковых веществ.

М. С. Яковлев (1950) считает, что микропилярная ткань эндосперма созревает скорее, так как она раньше делается клеточной, чем ткани его других частей. Эта ткань на 7—8-е сутки после опыления имеет базофильную плазму и почти лишена вакуолей.

О жизнеспособности зародышей безэндоспермовых зерновок при обычных способах проращивания мы ничего не можем сказать, так как не пытались их культивировать без особой питательной среды.

В литературе мы не нашли данных по прорастанию зерновок, лишенных эндосперма. В отвеянном материале такие зерновки отсутствуют, так как они отбрасываются как более легкие; подобные зерновки можно

Развитие эндосперма и жизнеспособность зародышей у различных гибридов

Комбинация	Зародыши	Степень развития эндосперма[1]						Наиболее часто встречающиеся формы эндосперма и их расположение	Общее количество зародышей, тронувшихся в рост	Количество зародышей, давших жизнеспособные сеянцы
		0	+	++	+++	++++	+++++			
		количество зародышей								
Triticum durum, сорт Палестинка × *Elymus giganteus*	Высаженные	—	8	2	4	1	—	В виде комочков в зоне бороздки.	11	10
	Тронувшиеся в рост	—	5	1	4	1	—			
Triticum durum, сорт Палестинка × *Elymus arenarius*	Высаженные	2	4	23	20	1	—	По периферии и вдоль бороздки.	10	1
	Тронувшиеся в рост	1	—	4	5	—	—			
Triticum vulgare, сорт Флора 5 × *Elymus arenarius*	Высаженные	—	2	3	—	—	—	Сердечко или колечко, лежащее на бороздке.	1	—
	Тронувшиеся в рост	—	1	—	—	—	—			
Triticum compactum × *Elymus giganteus*	Высаженные	1	—	—	—	—	—	Полное отсутствие эндосперма.	1	1
	Тронувшиеся в рост	1	—	—	—	—	—			
	Итого высажено зародышей	3	14	28	24	2	—		23	12
	Из них тронулось в рост	2	6	5	9	1	—			

---

[1] Развитие эндосперма оценивается по пятибальной системе и обозначается: 0 — эндосперм отсутствует; + и ++ щуплые зерна, +++++ наилучшее развитие эндосперма.

найти только в колосьях. Таким образом, можно считать установленным следующее: 1) существуют некоторые нарушения нормального образования эндосперма, не мешающие развитию в зерновке крупного, хорошо дифференцированного зародыша; 2) зародыш из такой зерновки оказывается вполне жизнеспособным при высадке его на питательную среду; 3) имеется возможность получать растения из семян без эндосперма.

Обнаруженный нами факт наличия крупных, хорошо развитых зародышей в зерновках без эндосперма был для нас неожиданным, так как, по данным Я. С. Модилевского (1953), нарушения в нормальном развитии эндосперма отражаются не столько на росте, сколько на дифференцировке зародыша. В литературе имеется ряд указаний на наличие зерновок без эндосперма у злаков и особенно у их гибридов (Гудков, 1937; Куперман, 1950, 1953; Наливкин, 1953).

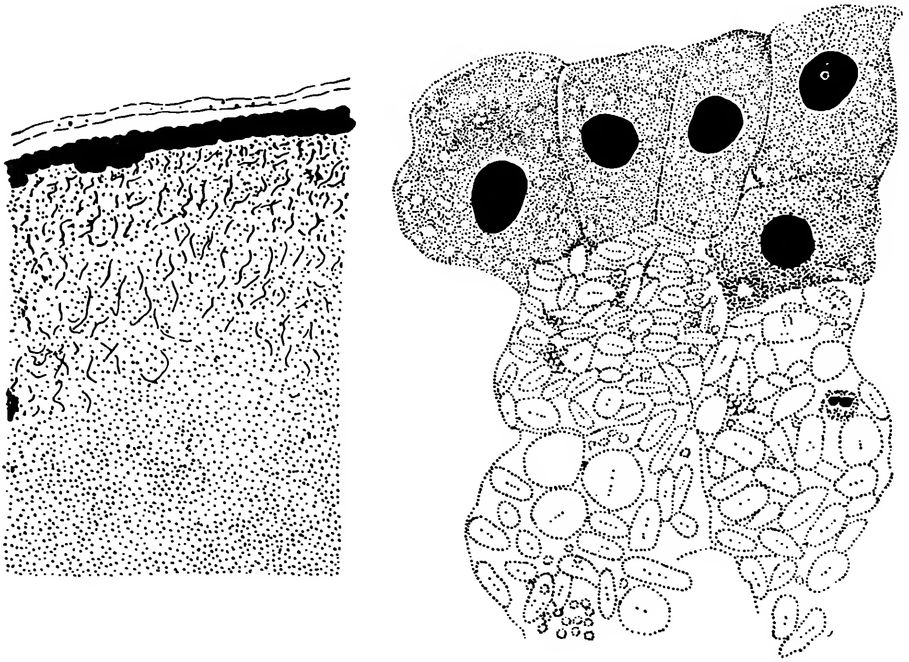


Рис. 2. Продольный срез зерновки *Triticum durum* Desf. сорта Палестинка через 15 суток после опыления. Видны алейроновый слой и крахмалоносная зона эндосперма.

Кроме описанных зерновок без эндосперма, в нашем материале были обнаружены и зерновки без зародыша.

Для изучения строения эндосперма мы приготовляли постоянные препараты из зерновок родительских видов, из целых гибридных зерновок и из вычлененного гибридного эндосперма. Надо сказать, что гибридный эндосперм, если только он не расположен по стенкам, а имеет вид диска, кольца, сердечка или комочков, очень легко вынимается из зерновки.

Крахмалоносная ткань в зерне *Triticum durum* сорта Палестинка (материнская форма большинства гибридов) покрыта плотным слоем алейроновых клеток (рис. 2). Клетки эндосперма зрелой зерновки пшеницы имеют крупные крахмальные зерна пластидного крахмала, окруженные мелким хондриосомным крахмалом (или же крахмалом, возникшим при крахмалистом перерождении плазмы. — Александров, 1953).

Мозаика крахмала в пределах одной клетки эндосперма пшеницы весьма пестрая.

При взгляде на продольный срез через зерновку *Elymus arenarius* (отцовская форма) бросается в глаза однотипность крахмальных зерен в пределах клетки и резкое различие в их величине даже в соседних клетках (рис. 3). Крахмал здесь только пластидный. Находящиеся под алейроновым слоем клетки с мелкими зернами крахмала не образуют сплошного ряда, а перемежаются с клетками, имеющими крупные крахмальные зерна. Таким образом, клетки эндосперма *E. arenarius* наполнены или только крупными, или только мелкими зернами пластидного крахмала (хондриосомный крахмал имеется лишь во внутренних клетках и его чрезвычайно мало).

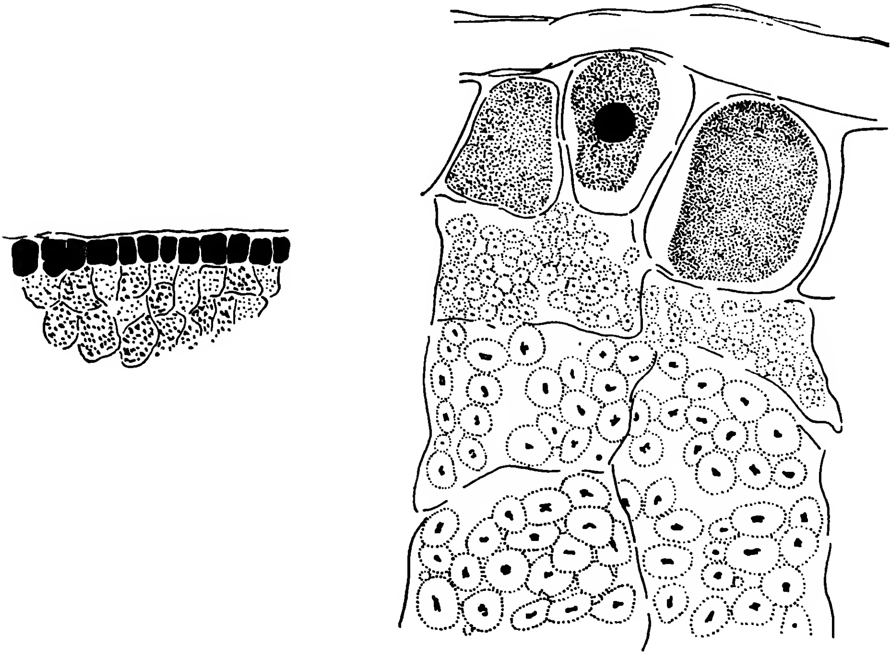


Рис. 3. Продольный срез зрелой зерновки *Elymus arenarius* L. Видны алейроновый слой и крахмалоносная зона эндосперма.

В гибридных зерновках клетки эндосперма бывают заполнены только зернами пластидного крахмала; как и в эндосперме у отцовской формы, зерна эти достигают иногда огромной величины.

Перейдем к описанию различных форм гибридных эндоспермов. Прежде всего познакомимся с анатомией кольцеобразного эндосперма, образовавшегося при скрещивании *Triticum vulgare* сорта Флора 5 с *Elymus arenarius*. Эндосперм занимает только небольшой участок в центральной части зерновки, вся же остальная ее часть пустая. Продольный срез через этот эндосперм представлен на рис. 4. На данной стадии развития (зрелая зерновка) ядер в клетках эндосперма не обнаружено. Характер крахмальных зерен такой же, что и у отцовской формы: часть клеток содержит только чрезвычайно мелкие крахмальные зерна, рядом же располагаются клетки, заполненные только крупными зернами. Хондриосомного крахмала нет. Условия, возникшие в клетках гибридного эндосперма, не способствовали крахмалообразовательной деятельности хондриосом (или крахмалистому перерождению плазмы, — Александров, 1953).

Нам приходилось сталкиваться и с обратными явлениями, когда в клетках возникали условия, стимулировавшие синтетическую деятельность таких форменных элементов, у которых в данных тканях подобная деятельность обычно не проявлялась.

Наружные клетки изображенного на рис. 4 гибридного эндосперма смяты, и часть их стенок растворилась; благодаря этому в эндосперме образовались пустоты. В его центральной части имеется полость, в которой протянулся лишь тяж из полуразрушенных стенок клеток и остатков плазмы. В этой зоне процесса крахмалообразования, по-видимому, и не было. Кроме описанных нарушений структуры, очень важный дефект этого гибридного эндосперма заключается в том, что он совсем не имеет алейроновых клеток — важнейшего ферментативного органа, содержащего запасы различных белков, аминокислот и нуклеиновых соединений.

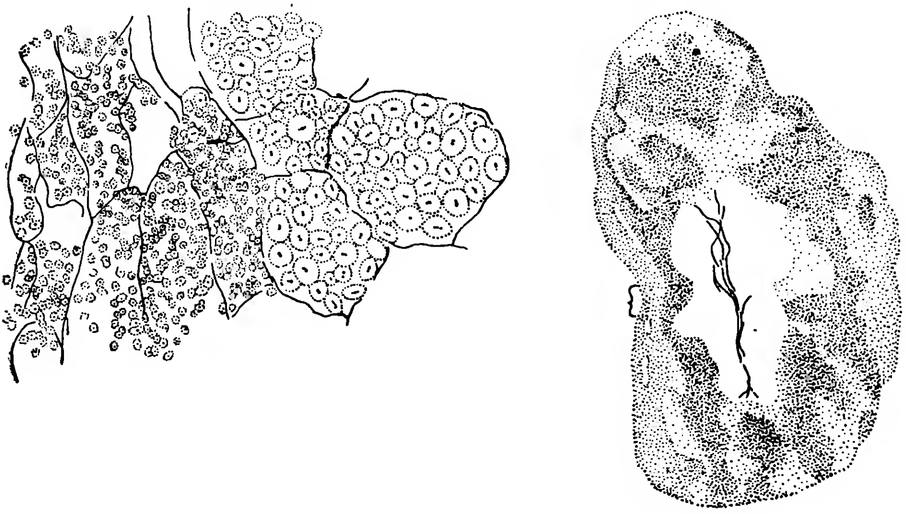


Рис. 4. - Поперечный срез эндосперма зрелой зерновки *Triticum vulgare* Vill. × *Elymus arenarius* L. Алейроновых клеток нет. Видны участки с крахмальными зернами разной величины.

По литературным данным, алейроновый слой образует амилазу, цитазу и еще ряд ферментов углеводного, белкового и других типов обмена.

Клетки алейронового слоя зерновки пшеницы имеют разнообразную форму: от кубической до мешкообразно вытянутой. Клетки последнего типа мы наблюдали на спинной стороне зерновки у окончания сосудистого пучка в щитке зародыша после намачивания в течение суток. При окраске этих клеток кислым фуксином и метиленовой синью в буферных растворах разного значения у них обнаруживалась чрезвычайно резкая полярность по длинной оси клетки. В этих клетках обнаружена полярность и по их короткой оси в поперечном сечении. В литературе есть ряд указаний на физиологическую активность именно этого участка алейронового слоя в зрелой зерновке (Абрамович, 1928; Алявдина, 1939; Вигоров, 1954, и др.)

Перейдем к описанию эндосперма следующего типа, имеющего вид диска. Строение его изображено на рис. 5. На рис 5, *а* представлен срез эндосперма одного гибрида, а на рис. 5, *б* — другого гибрида (вертикальный срез поперек эндосперма, но вдоль зерновки). Характерно, что в этой зерновке также имеются нарушения в строении

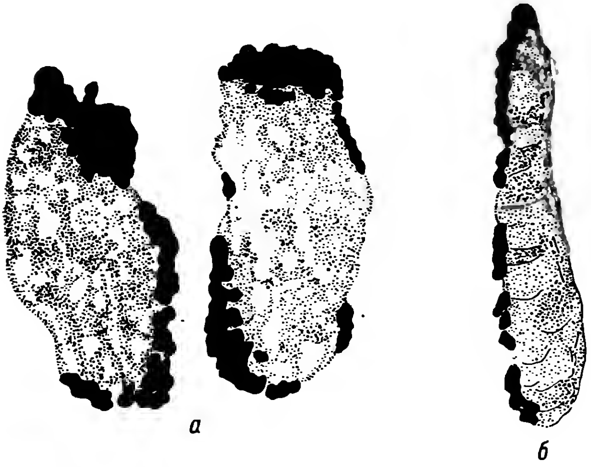


Рис. 5. **Гибридные эндоспермы, имеющие форму диска.**

а — продольный срез одного эндосперма; б — поперечный срез другого эндосперма. Видно одностороннее расположение алейронового слоя (*черное*) и неравномерное распределение клеток с крахмальными зернами разной величины.

алейронового слоя. Здесь алейроновый слой сформировался, но он не полностью окружает крахмалоносную ткань эндосперма; лишь возле отдельных участков последнего, главным образом в местах соприкосновения с оболочками зерновки (кроме зоны бороздки), имеются группы алейроновых клеток.

Представляет интерес тот факт, что у ряда описанных далее зерновок оформившаяся крахмалоносная ткань с крахмальными зернами примыкает также не к алейроновому слою, а непосредственно к оболочкам зерновки (рис. 6). Эндосперм в изображенной на рис. 6 зерновке представляет собой плоское образование, одной своей стороной прикрепленное к ее оболочкам. Зародыша эта зерновка не имела.

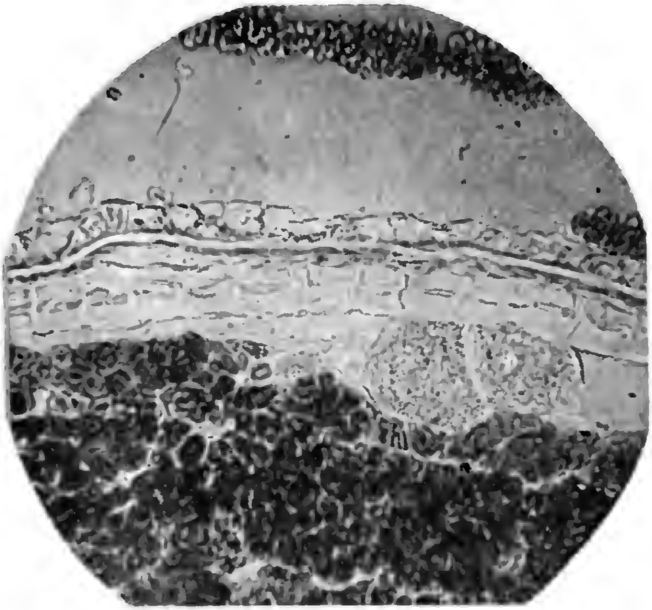


Рис. 6. Продольный срез через гибридную зерновку, полученную от скрещивания пшеницы с элимусом. Видны две алейроновые клетки и крахмалоносная зона эндосперма (темные клетки), соприкасающаяся непосредственно с оболочками зерновки.

Можно предполагать, что наружный слой эндосперма в процессе развития зерновки, благодаря накоплению в нем каких-то веществ начинает приобретать специфические черты, отличающие его от крахмалоносной ткани. Накопление этих веществ, видимо, осуществляется в силу пограничного положения алейронового слоя в ткани эндосперма и происходит на ранних этапах развития зерновки.

Таким образом, в гибридных зерновках группы алейроновых клеток находятся чаще всего в местах соприкосновения эндосперма с оболочками; вместе с тем, довольно часто алейроновые клетки формируются там, где не было соприкосновения эндосперма с оболочками, но все же и здесь слои с этими клетками являются наружными, пограничными. В редких случаях алейроновые клетки не образуются даже в местах соприкосновения эндосперма с оболочками.

Образование алейронового слоя в участках гибридного эндосперма, не контактирующих с оболочками зерновки, происходит, вероятно, в силу следующих обстоятельств. Гибридный эндосперм, благодаря своему слабому развитию, расположен в центре зерновки (т. е. вокруг той зоны, где ранее находилось первичное ядро эндосперма). Он не доходит до зародыша, и значительная часть его поверхности не соприкасается с оболочками зерновки; но эта поверхность является пограничной, и, видимо, именно поэтому здесь накапливаются определенные вещества и возникают предпосылки к формированию алейронового слоя. В норме, благодаря мощному развитию эндосперма, все его пограничные слои примыкают к оболочкам, и из них формируется алейроновый слой.

Наблюдаемое в ряде случаев отсутствие алейронового слоя в местах соприкосновения эндосперма с оболочками говорит о том, что пограничное положение этого слоя у гибридов еще недостаточно для накопления (на ранних этапах развития) веществ, необходимых для его дифференциации в алейроновый слой; в гибридных зерновках только в некоторых участках происходит преимущественное образование алейронового слоя; таковы зоны, контактирующие с оболочками (исключая зону бороздки), и зоны эндосперма, обращенные к зародышу.

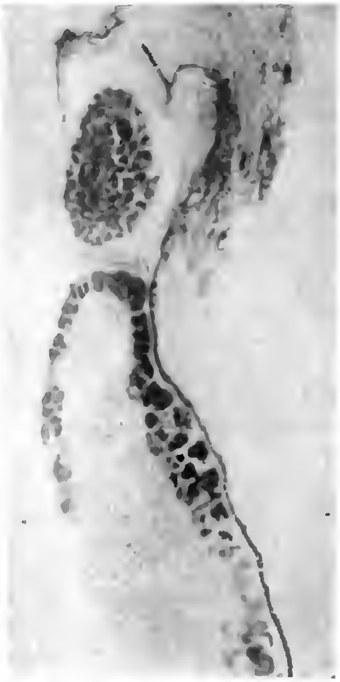


Рис. 7. Продольный срез через зерновку гибрида *Triticum durum* Desf. сорт Палестинка × *Elymus arenarius* L. Виден недифференцированный зародыш и алейроновый слой между зародышем и эндоспермом.

Исследуя попутно целые зерновки гибридов ячменей, мы обнаружили единичные гигантские алейроновые клетки, вкрапленные в тяжи очень слабо развитого эндосперма. Вместо ядер в них видны были белковые образования с бесцветными кристаллическими отложениями внутри.

В гибридных зерновках довольно часто попадаются клетки алейронового слоя, протопласты которых совсем не содержат алейроновых зерен. Таким образом, формирующиеся в гибридном эндосперме алейроновые клетки не могут выполнять своих функций, и не только из-за того, что они разобщены, но также и потому, что в силу своей гибридной природы они физиологически неполноценны.

Представляют интерес наблюдавшиеся нами гибридные зерновки с алейроновым слоем, облекавшим крахмалоносную ткань, расположенную напротив зародыша; в этом случае алейроновый слой, окружая эндосперм, находился также между ним и зародышем (рис. 7). При таком расположении алейронового слоя использование зародышем питательных веществ эндосперма вряд ли возможно. Зародыш во время развития в такой зерновке неизбежно должен страдать от недостатка необходимых в этот период веществ. В период же прорастания зерна питательные вещества из эндосперма должны были бы проходить через слой алейроновых клеток, а мы знаем, что эти клетки не приспособлены к передаче веществ в данном направлении; затруднено и передвижение ферментатов из зародыша в эндосперм. Рост гибридной зерновки в длину происходит темпами, близкими к норме; в результате этого сильно отстающая в развитии небольшая группа клеток эндосперма оказывается удаленной от зародыша. По краю крахмалоносной ткани возникают алейроновые клетки, разобщающие эндосперм и зародыш. Такая структура алейронового слоя является еще одной причиной отсутствия прорастания целых зерновок при обычных условиях проращивания.

Процесс крахмалообразования у пшенично-элимусных гибридов нам не удалось проследить, ввиду незначительного количества гибридных зерновок, получающихся при скрещивании. Поэтому нами было повторено скрещивание между *Triticum durum* сорт Палестинка и *Elymus arenarius*, и методом темпоральных фиксаций собран материал для исследования. Нами установлено, что в гибридном эндосперме через трое суток после опыления крахмальные зерна еще не наблюдаются, в мезофилле же завязи в это время очень много крахмала. В семидневном гибридном эндосперме уже много крупных крахмальных зерен, причем в центре зерновки зерна его крупнее, а по периферии мельче. В мезофилле завязи по-прежнему много мелкого однотипного крахмала. В десятидневном эндосперме наблюдались чрезвычайно крупные крахмальные зерна; в мезофилле перикарпия оставалось много крахмала.

У пшенично-элимусных гибридов число крахмальных зерен в эндосперме на единицу объема, значительно меньше, чем у пшеницы.

У *Triticum durum* сорт Палестинка были детально исследованы зерновки через 7—8 суток после естественного опыления. Схематическое изображение этой зерновки дано на рис. 8. В клетках эндосперма, примыкающих к зародышу, видна темно окрашенная (при окраске гематоксилином), слабо вакуолизированная протоплазма, крахмал полностью отсутствует (рис. 8, *1*). Эта часть эндосперма, вероятно, впоследствии поглощается растущим зародышем; также нет крахмала в расположенных вблизи зародыша, но уже сильно вакуолизированных клетках будущей крахмалоносной ткани (рис. 8, *2*). В остальной части эндосперма, имеются крахмальные зерна, причем по мере приближения к району антипод размеры их увеличиваются. Сначала появляются зерна крахмала в пристенном слое плазмы (рис. 8, *3*), далее они заполняют всю клетку (рис. 8, *4*), особенно велики они в плазме распавшихся антипод (рис. 8, *5*). Таким образом, волна крахмалообразования распространяется по зерну, начиная от антипод. Возможно, что к этому времени от проводящего пучка бороздки через район расположения распавшихся антипод начинают поступать вещества, меняющие характер обменных процессов, и пластиды, находящиеся в плазме клеток эндосперма, приступают к синтезу крахмала; в это время создаются условия для синтетической деятельности определенных ферментов.

В зерновке пшеницы алейроновые клетки, примыкающие к щитку, в период прорастания зерна часто бывают вытянутыми, мешкообразными. Остальные клетки алейронового слоя почти кубические, с округлым или лопастным ядром и с плазмой, набитой алейроновыми зернами. Такую структуру имеют клетки, окружающие крахмалоносную ткань. Алейроновые клетки, заходящие за зародыш, плоские или округлые, мелкие с небольшим сферическим ядром и почти без включений (рис. 9). Эти клетки доходят на спинной стороне до эпибласта, прилегая к почечке, а на брюшной стороне — до клеток колеоризы.

На рис. 9,*а* изображен переход обычного алейронового слоя в пристенный в зерновке *Elymus arenarius*.

У нескольких встретившихся нам зерновок с развитым эндоспермом, но лишенных зародыша, пристенные клетки алейронового слоя сомкнулись над тем участком, где обычно расположен зародыш (рис. 9, *б*), причем эти клетки здесь не уплощены. Интересно, что у ряда зерновок, несмотря на отсутствие зародыша, имелась полость, в норме вмещающая зародыш. В других, лишенных зародыша зерновках, его место было занято эндоспермом. В некоторых зерновках и пристенные клетки алейронового слоя расположены не за зародышем, а между ним и эндоспермом (рис. 10). Определенная зона алейронового слоя здесь формируется в клетки, имеющие сходство с пристенными, а мелкий недоразвитый зародыш находится ниже этих клеток, ближе к микропилярному концу зерновки.

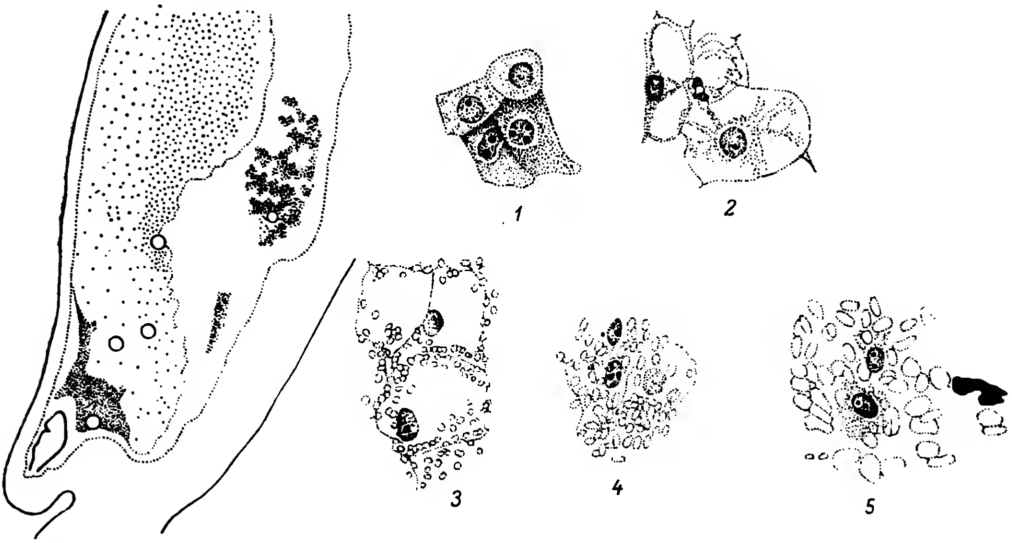


Рис. 8. Продольный срез через зерновку *Triticum durum* Desf. сорта Палестинка; 7—8 суток после опыления (схема).

Слева — общий вид зерновки в разрезе; *справа* — участки ткани эндосперма, при большом увеличении. *1—5* — участки, расположенные на различных расстояниях от зародыша; в ближайших к зародышу участках (*1* и *2*) крахмальные зерна отсутствуют, они появляются впервые в участке *3* и достигают максимального развития в участке *5*.

Изучение уклонений в строении эндосперма и их сопоставление со способностью зерновок к прорастанию в обычных условиях заставляют нас признать большое значение эндосперма в процессе формирования жизнеспособного зародыша. С другой стороны, следует признать, что отношения между зародышем и эндоспермом являются весьма многогранными. Иногда в лишенных эндосперма зерновках имеются развитые зародыши с относительно высокой жизнеспособностью. Это явление показывает, что питание зародыша не так уже сильно контролируется развивающимся эндоспермом, и что дефекты наших гибридных зародышей нельзя приписать исключительно ненормальностям эндосперма. Дефекты гибридных зародышей возникают в значительной мере одновременно и параллельно с появлением дефектов эндосперма при формировании гибридной зерновки. Чтобы понять происхождение этих дефектов,

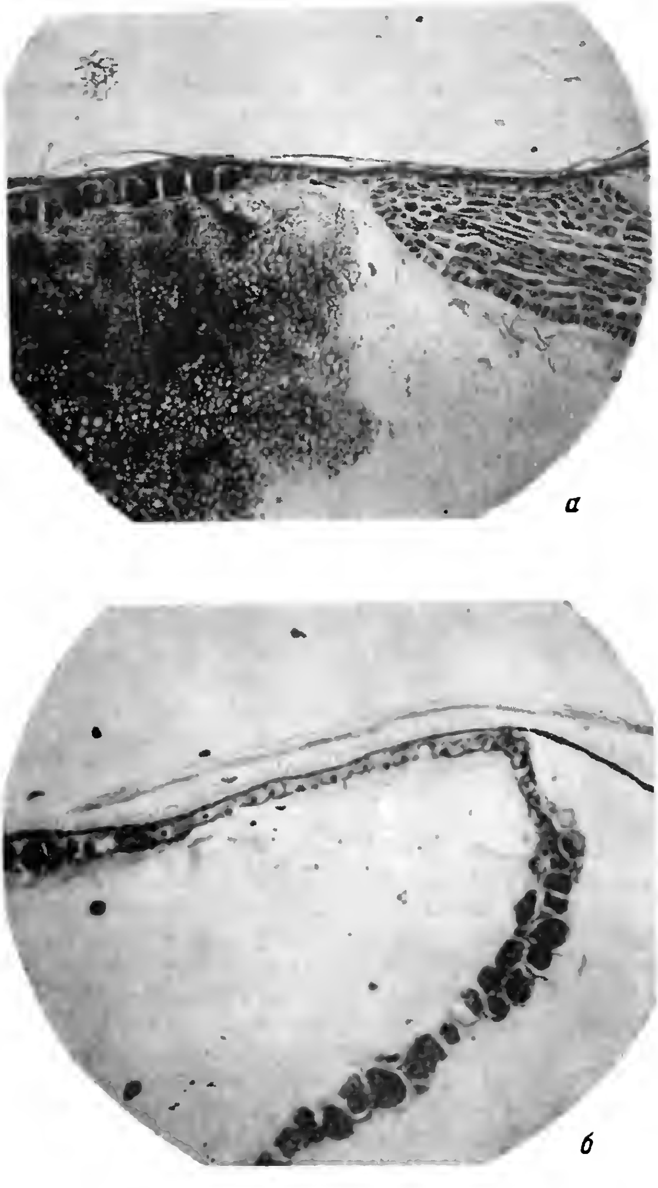


Рис. 9. Алейроновый слой в зерновке *Elymus arenarius* L. (*а*) и в гибридной зерновке (межвидовой гибрид твердой пшеницы с *Elymus arenarius*), лишенной зародыша (*б*).

мы должны принять во внимание гибридную природу зародыша.

Исследованию причин, определяющих неспособность к прорастанию и нежизнеспособность гибридных зерновок, посвящен ряд работ. Изучая развитие семян после самоопыления у люцерны Бринк и Купер (Brink

a. Cooper, 1939) обнаружили, что в этом случае питательные вещества поступают в материнскую ткань — интегумент; последний приобретает меристематический характер и, сильно разрастаясь, оттесняет эндосперм от халазальной части семяпочки. В результате эндосперм начинает страдать от недостатка питания, наступает остановка его развития, а в дальнейшем и развития зародыша.

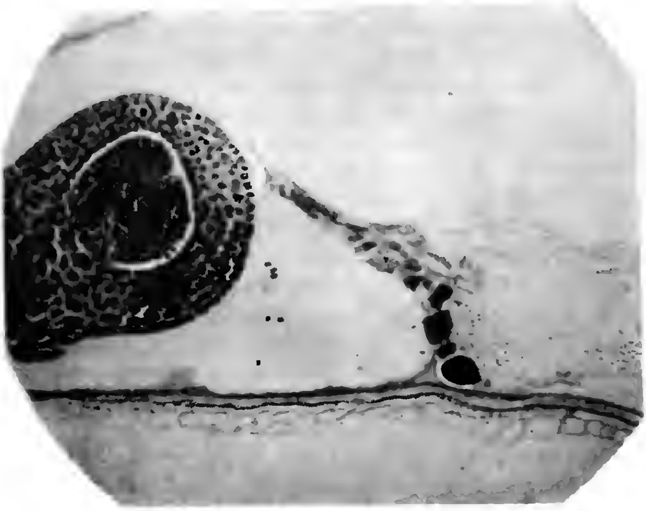


Рис. 10. Гибридная зерновка (межвидовой гибрид твердой пшеницы с *Elymus arenarius* L.). Алейроновый слой на некотором расстоянии от зародыша отходит от оболочек зерновки, примыкая к крахмалоносной ткани эндосперма.

Этот тип образования нежизнеспособных семян был назван авторами соматопластической стерильностью.

При сопоставлении этих данных с работами физиологов по ростовым веществам (Максимов, 1946) возникает предположение, что одной из причин низкой активности гибридного эндосперма в отношении поглощения питательных веществ является его неспособность синтезировать (или накоплять) ростовые вещества; поэтому ростовые вещества начинают накапливаться в интегументах, привлекая туда поток питательных веществ.

В некоторых работах сообщается, что экстракт из разросшегося интегумента (из эндотелия) тормозит развитие зародыша in vivo и in vitro (Blakeslee, 1953).

Исследуя гибриды *Hordeum jubatum* × *Secale cereale* Купер и Бринк (Cooper a. Brink, 1940) нашли, что причиной гибели семян являлось ненормальное поведение антипод, а именно их чрезмерное разрастание и деление, вслед за чем наблюдалось изменение в строении эндосперма.

Изучая непрорастающие зерновки, полученные от скрещивания ячменя (*Hordeum vulgare*) с рожью (*Secale cereale*), Томпсон и Джонстон (Thompson a. Johnston, 1945) не нашли у них значительных изменений ни в материнской ткани, ни в антиподах; первым признаком, предшествующим гибели их семян, было изменение эндоспермов (гигантские ядра. замедленное их деление и т. д.).

У пшенично-элимусных гибридов нами не найдено явлений соматопластической стерильности, не наблюдалось также ненормального поведения антипод.

Выводы

Исследование гибридных зерновок, полученных от скрещивания пшениц (*Triticum durum* и *Tr. vulgare*) с элимусами (*Elymus arenarius* и *E. giganteus*) вскрыло следующие особенности их.

1) У гибридных зерновок наблюдается недостаточная физиологическая активность растущих элементов — зародыша и эндосперма, которая выражается в слабом рассасывании мезокарпия и содержащегося в нем крахмала. Функционирование их энзиматических систем происходит несвоевременно, что приводит к преждевременному метаморфозу запасного белка и ядерного вещества.

2) Гибридные зерновки представляют собой чрезвычайно щуплые образования. Слабое развитие ткани эндосперма говорит о недостатке питательных веществ, необходимых для развития зародыша. В этом заключается одна из причин отсутствия прорастания гибридных зерновок.

3) У различных гибридных зерновок наблюдается разная морфология эндосперма. Определенные гибридные комбинации характеризуются определенной морфологией эндосперма (но и в пределах одной комбинации образуется несколько форм эндосперма).

4) В некоторых гибридных, лишенных эндосперма зерновках найдены крупные, хорошо дифференцированные зародыши. Часть из них после высадки на агаровую среду развивалась в крупные растения; следовательно, зародыши в таких зерновках оказались жизнеспособными. Итак, можно получить растения из зерновок без эндосперма.

5) Клетки эндосперма пшеницы (*Triticum vulgare*) характеризуются пестрой мозаикой крахмала, а у элимуса (*Elymus arenarius*) в периферических клетках эндосперма образуются только крупные или только мелкие крахмальные зерна. В гибридных зерновках крахмалообразование протекает так же, как у *E. arenarius*: в каждой клетке образуются только мелкие или только крупные зерна пластидного крахмала.

Следовательно, плазма и ее форменные элементы в зародышевом мешке пшеницы после оплодотворения пыльцой элимуса функционируют иначе, чем обычно. Хондриосомы, находящиеся в зародышевом мешке материнской формы, не приступают к синтезу крахмала, так как возникают новые условия обмена и деятельности ферментов.

6) В гибридных зерновках обнаруживаются сильные нарушения в строении алейронового слоя. Клетки его в таких зерновках не образуют сплошного слоя и разобщены. Они расположены поодиночке или группами на различных участках крахмалоносной ткани эндосперма. Эти морфологически и физиологически измененные клетки не могут выполнять функций алейронового слоя, работающего при прорастании как ферментативный орган.

7) Обычно алейроновые клетки в гибридных зерновках формируются в местах соприкосновения эндосперма с оболочками зерновки (иногда за исключением зоны бороздки), но часто эти клетки возникают и на поверхностях, не контактирующих с оболочками. Наблюдаются также случаи, когда крахмалоносная ткань эндосперма примыкает не к алейроновым клеткам, а непосредственно к оболочкам зерновки.

8) Формирование алейронового слоя в виде отдельных групп клеток, примыкающих к крахмалоносной ткани эндосперма, вероятно, объясняется тем, что не весь пограничный слой гибридного эндосперма обладает способностью накапливать определенные вещества, необходимые для его дифференциации в алейроновый слой; этим свойством, очевидно,

обладают лишь некоторые зоны его (зоны, контактирующие с оболочками, а также зоны, обращенные к зародышу).

9) В некоторых случаях алейроновый слой формируется между зародышем и эндоспермом. Такой алейроновый слой, очевидно, препятствует проникновению питательных веществ к зародышу при прорастании зерновки.

10) Волна крахмалообразования распространяется по зерну, начиная от антипод. Возможно, что в определенный период со стороны бороздки в эндосперм начинают поступать вещества, меняющие характер обменных процессов, и пластиды приступают к синтезу крахмала.

11) Алейроновый слой в зерновке пшеницы по ее длине морфологически не однотипен. Часть этого слоя, заходящая за зародыш, имеет клетки, резко отличающиеся от алейроновых клеток вокруг крахмалоносной ткани. Этот участок алейронового слоя назван нами пристенным, он имеет уплощенные и вытянутые клетки с крупными ядрами.

Проведенным нами морфологическим исследованием зерновок пшеницы подтверждена физиологическая активность клеток алейронового слоя в месте перехода его в пристенный слой, т. е. там, где он соприкасается с всасывающим эпителием щитка.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамович В. (1928). Рух солів крізь плівку пшеничного зерна та його значіння в корістуванні методикою М. Попова при досвідах за стимуляцією рослин. Тр. Сільск. госп. бот., *2*, 1. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1953). О начальных стадиях образования эндоспермальной ткани в зерновке пшеницы. Изв. АН СССР, сер. биолог., 4. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1954). Об отмирании и разрушении ядер в клетках эндосперма злаков как одном из важных факторов, обуславливающих налив зерновки. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Алявдина А. А. (1939). Наружные покровы зерновки пшеницы как проводящая система. ДАН СССР, *25*, 6. — Вигоров Д. И. (1954). Микроскопическая структура клеток алейронового слоя зерновок мягких пшениц. ДАН СССР, *98*, 3. — Гудков А. Н. (1937). Явление беззародышевости у пшениц и его причины. Тр. по прикладн. бот., генет. и селекц., сер. 4, *2*. — Ивановская Е. В. (1946). Культура гибридных зародышей злаков на искусственной среде. ДАН СССР, *54*, 5. — Ивановская Е. В. (1958). Строение пшенично-элимусных зародышей. В сб.: Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. — Куперман Ф. М. (1950, 1953). Биологические основы культуры пшеницы. *I*, 1950; *II*, 1953. — Максимов Н. А. (1946). Ростовые вещества, природа их действия и практическое применение. Усп. совр. биолог., *14*, 2. — Модилевский Я. С. (1950). Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосеменных растений в связи с формированием зародыша, семени и плода. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосеменных растений. — Наливкин А. А. (1953). Твердые пшеницы. — Писарев В. Е. и Н. М. Виноградова. (1944). Гибриды пшеницы и элимуса. ДАН СССР, *45*, 3. — Сабинин Д. А. (1940). Минеральное питание растений. — Цицин Н. В. (1957). Вопросы теории и практики отдаленной гибридизации. Изв. АН СССР, сер. биолог., 6. — Цицин Н. В. и К. А. Петрова. (1952). Элимус и его биологические особенности. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, *11*. — Яблокова В. А. (1939). Отношение к ультрафиолетовым лучам мицелия пыльной головни в зерне пшеницы в зависимости от состояния мицелия. ДАН СССР, *23*, 4. — Яковлев М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 7, *1*. — Blakeslee A. F. (1953). New hybrids in *Datura* from culture of excised embryos. Proc. of the 7th Internat. bot. congress, 1950, Stockholm. — Brink R. A. a. D. C. Cooper. (1939). Somatoplastic sterility in *Medicago sativa*. Science, *90*, 2345. — Brink R. A. a. D. C. Cooper. (1947). The endosperms in seed development. Bot. Rev., *13*, 8—9. — Cooper D. C. a. R. A. Brink. (1940). Collapse of the seed following the mating of *Hordeum jubatum* × *Secale cereale*. Genetics, *29*, 4. — Thompson W. P. a. D. Johnston. (1945). The cause of incompatibility between barley and rye. Canad. Journ. of Research, *23*, 1.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова.

THE ENDOSPERM STRUCTURE OF THE HYBRID CARYOPSES PRODUCED BY CROSSING TWO SPECIES OF WHEAT *(TRITICUM DURUM* DESF. AND *T. VULGARE* VILL.) WITH LYME-GRASSES *(ELYMUS ARENARIUS* L. AND *E. GIGANTEUS* VAHL.)

By H. V. Ivanovskaya

SUMMARY

This article describes the results of microscopic studies of the hybrid caryopses obtained from the pollination of *Triticum durum* and *T. vulgare* with the pollen of *Elymus arenarius* and *E. giganteus*. Many deviations from both parent types have been observed in the hybrid caryopses. The hybrid grains were meagre, the endosperm poorly developed (sometimes entirely reduced). Considerably changed and reduced physiological (in particular, enzymatic) activity was characteristic of both the embryo and the endosperm. Hybrids from different crosses differed in their endosperm morphology. Hybrid caryopses were observed to have abnormal disrtribution and features of starch-grains, as well as an abnormal structure of the aleurone layer. The cells of this layer are frequently arranged loosely and unlike those in both parent forms. Some of these abnormalities of the hybrid caryopses, especially the poorly developed endosperm and the abnormal structure of the aleurone layer frequently affect unfavourably the germinating capacity of the hybrid embryos. Alongside of these instances, however, in some caryopses with entirely reduced endosperm the embryos were nevertheless normally developed and capable of further growth and development on a nutritive substratum.

Т. А. Работнов

ЧТО СЧИТАТЬ ЛУГОМ?

(Получено 27 XI 1957)

Вопрос, что считать лугом, до сих пор остается спорным. Разные исследователи считают существенным для лугов то один, то другой признак (или то одну, то другую группу признаков), понимая луга более узко или более широко.[1]

Сложность проблемы заключается в следующем:

1) луга генетически неоднородны; наряду с природными лугами, возникшими естественным путем, огромные площади занимают луга, образовавшиеся в результате деятельности человека, на месте лесов, болот, озер, степей и пр.; деятельность человека значительно расширила круг экологических условий, при которых возможно возникновение и существование лугов;

2) образование лугов происходит и в настоящее время; помимо типичных, сформировавшихся лугов, имеются различные стадии их становления;

3) луга связаны переходами с другими травянистыми биогеоценозами — степями, травянистыми болотами, саваннами, плавнями и т. д., а помимо того с кустарниками и лесами, имеющими развитые травянистые синузии; располагая достаточным материалом, можно составить ряды, отражающие постепенные переходы от типичного луга к степи, к травяному болоту и т. д., — и трудно решать, где кончается луг и начинается другой тип травянистых биогеоценозов; границы между ними можно провести лишь условно;

4) травянистая растительность очень разнообразна по экологическим и биологическим типам компонентов, по ритму сезонного изменения, по флористическому составу, происхождению и пр.; типология травянистой растительности недостаточно разработана.

* * *

Наиболее точное и четкое определение дано А. П. Шенниковым (1935, 1938, 1941): «Луга суть ассоциации травянистых многолетних мезофитов». Учитывая, однако, что это определение относится не к лугу, а к луговой растительности, Шенников впоследствии определил луга как «угодья, растительность которых представлена естественными или искусственными (посевные луга) сообществами многолетних трав — мезофитов (т. е. трав, требующих почв умеренновлажных, достаточно теплых и богатых)» (Шенников, 1954а : 443), и как «тип биогеоценозов, в котором растительность представлена ассоциациями многолетних травянистых мезофитов» (Шенников, 1954б : 336). Сходное определение дал Л. Г. Раменский. Намечая план издания сводной работы о лугах

---

[1] Краткий обзор основных определений луга дан А. П. Шенниковым (1941).

СССР, он рассматривал луга как «угодья высокого, но не избыточного и относительно обеспеченного увлажнения, без резко выраженной летней засухи, с почвами не очень кислыми или резко щелочными, или резко засоленными, несущие травостои, нормально образованные, в основном, многолетними мезофильными травами, вегетирующими весь вегетационный период без значительной летней депрессии». Это определение Л. Г. Раменским не было опубликовано. Оно сохранилось в черновых записях. Набросав его, Л. Г., по-видимому, к нему не возвращался. Возможно, при подготовке работы к печати он внес бы в него некоторые изменения.

Бесспорным является то, что луга следует рассматривать как биогеоценозы или как угодья. Несомненно также, что растительность лугов представлена сообществами многолетних травянистых мезофильных растений. Существуют, однако, разногласия по следующим вопросам: 1) что считать мезофитом; 2) все ли угодья с сообществами многолетних травянистых мезофильных растений следует относить к лугам.

По А. П. Шенникову (1950 : 172—173), «мезофиты характеризуются не только отношением к влажности местообитания, но и отношением к другим экологическим факторам. Они растут при средних условиях увлажнения, теплового и воздушного режима, минерального питания. Это следует из факта связи между водоснабжением растения, его минеральным питанием, тепловыми условиями и условиями аэрации. Поступление минеральных солей изменяется с изменением поступления воды; последнее возможно лишь при определенных тепловых условиях и при обеспеченности дыхания корней. Поэтому мезофит одновременно и мезотрофное растение, и мезотермофит, и мезоаэрофит».

Поступление в растение минеральных веществ действительно связано с поглощением воды, а последнее зависит от температуры и аэрации. Однако эти связи достаточно сложны. При одной и той же обеспеченности влагой растения могут поглощать различное количество минеральных веществ, в зависимости от содержания их в почве. Поэтому на почвах среднего уровня увлажнения могут произрастать не только мезотрофы, но и эутрофы и олиготрофы. Само поглощение влаги растениями зависит от содержания в почвах питательных веществ. Известно, что при увеличении обеспеченности азотом, фосфором и калием потребление влаги снижается, растения довольствуются меньшим количеством воды для создания своих органов. В опытах Кёнекампа (Könekamp, 1930) транспирационный коэффициент *Dactylis glomerata* L. и *Phalaris arundinacea* L. при внесении в почву удобрений снижался почти в полтора раза. Следует также учесть, что часть питательных веществ растения могут получать непосредственно из твердой фазы почвы.

При одной и той же влажности различных почв в почвенном воздухе может содержаться неодинаковое количество кислорода и углекислого газа. Да и само отношение отдельных видов луговых растений к аэрации очень разнообразно. В опытах Е. Шлыгиной (1926) *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B., в отличие от *Phleum pratense* L., в анаэробных условиях поглощала больше азота и зольных элементов, чем в аэробных условиях.

Достаточно сложен также вопрос о поглощении растениями влаги в зависимости от температуры. Как правило, на угодьях с более или менее сомкнутым травянистым покровом влияние пониженных температур в связи со снижением активности почвенных микроорганизмов сказывается в первую очередь на уменьшении обеспеченности травянистых растений питательными веществами. Это явствует из результатов опытов с удобрениями на пустошных суходольных и альпийских лугах. При регулярном внесении удобрений в белоусниках, «психрофит» белоус *Nardus stricta* L. вытесняется мезофитами — *Agrostis vul-*

garis With., *Festuca rubra* и др. В опытах Ш. М. Агабабяна на альпийских низкотравных лугах, при внесении азотных удобрений создавались травостои, не отличающиеся по высоте и урожайности от субальпийских лугов. Это доказывает, что неблагоприятный температурный режим в белоусниках и на альпийских лугах оказывает влияние на обеспеченность растений питательными веществами, а не на снабжение их влагой.

В силу приведенных выше, а также некоторых других фактов и соображений, целесообразно принять более узкую трактовку мезофитов как растений среднего водного довольствия.[1] Следует, конечно, иметь в виду, что отношение мезофитов к влаге изменяется в зависимости от других условий произрастания. Типичные мезофильные растения могут произрастать на очень влажных почвах, при насыщении питающих их вод кислородом и т. д.

Некоторые исследователи относят к лугам не все угодья с сообществами многолетних мезофильных растений, а только те из них, которые в основном образованы злаками и злаковидными растениями. Так, П. Д. Ярошенко (1957: 59) считает, что к лугам следует причислять лишь «сообщества с более или менее развитым многолетним злаковым или злаковидным дерном».

Преобладание злаков или злаковидных растений действительно характерно для лугов, а также для других типов травянистой растительности (степей, саванн, травянистых болот). Злаки и осоковые оказались наиболее приспособленными растениями в местах, где древесная и кустарниковая растительность уничтожена человеком, а также в условиях, где деревья, кустарники, кустарнички и полукустарники, мхи и лишайники не могут быть эдификаторами.

Преобладание злаков и осоковых на лугах (а также в степях, саваннах и пр.) несомненно связано со следующими особенностями их: а) со способностью более полно использовать свет, создавать высокое насыщение листовой поверхностью надземной среды (Работнов, 1950); б) с экономным расходованием элементов зольного питания, в особенности азота; для построения единицы органического вещества они обычно потребляют меньшие количества азота и прочих питательных веществ, нежели представители других семейств (Работнов, 1955); в то же время бо́льшая часть злаков способна положительно реагировать на увеличение обеспеченности азотом; в) с хорошим отрастанием после стравливания и скашивания; г) со способностью хорошо переносить обжиг; пирогенный фактор имел большое значение в формировании саванн и степей и в настоящее время оказывает значительное влияние на травянистую растительность многих районов.

Наряду со злаками и осоковыми, на лугах произрастают и растения, относящиеся к другим семействам — бобовые и разнотравье. Нередко они принимают значительное участие в формировании травостоев. На лугах многих типов обилие разнотравья, а также бобовых, существенно колеблется от года к году. Однако группировки с преобладанием разнотравья, при одновременном очень малом участии в них злаков, занимают сравнительно небольшие площади. Сюда относятся:

1) молодые образования, т. е. начальные стадии формирования лугов — заросли *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Trollius europaeus* L. и других видов на лесных вырубках, разнотравные группировки на молодых аллювиях в поймах некоторых северных рек, «высокотравье» Кавказа и дру-

---

[1] Широкая трактовка мезофитов неудобна также потому, что если они одновременно являются мезотрофами, мезотермофитами и пр., то гигрофиты следует считать эутрофами, а ксерофиты олиготрофами и т. д.

гих горных районов;[1] малое обилие злаков во многих случаях несомненно связано с отсутствием заноса (или с недостаточным заносом) зачатков ряда видов злаков;

2) места с избытком органических, богатых азотом удобрений; заросли *Rumex alpinus* L. на стойбищах (Кавказ, Карпаты); заросли *Heracleum spondylium* L. и *Antriscus silvestris* (L.) Hoffm. на переудобренных навозной жижей и гюлле (жидким навозом) лугах Западной Европы и пр.;

3) выбитые пастбища, на которых злаки подавлены, а преобладают выносливые к выпасу виды разнотравья (манжетковые и прочие альпийские луга);

4) луга, используемые лишь как сенокосы, на которых в значительных количествах произрастают мало выносливые к выпасу виды разнотравья («листвяги» некоторых северных районов); на таких лугах участие злаков обыкновенно достаточно велико и по весу надземной массы они нередко даже не уступают разнотравью;

5) кратковременные разнотравные группировки, возникающие в результате массового отмирания злаков, например заросли *Ranunculus repens* L. в пойме, в местах вымочек.

Таким образом, преобладание разнотравья на лугах, при одновременном малом обилии злаков или осок, характеризует либо ранние стадии формирования луга, либо нарушения в результате выпаса, внесения повышенных доз органических удобрений и т. д. Все эти образования — кратковременные, они быстро переходят (или возвращаются) в луга со значительным участием злаков или осок в травостоях. Учитывая это, а также то, что обилие разнотравья и бобовых на лугах подвержено значительным колебаниям от года к году, нет оснований выделять разнотравные луга в особый тип травянистой растительности. Но и безотносительно к этому, нельзя считать правильным принцип выделения типов растительности (не только травянистой) на основании систематической принадлежности доминирующих растений.

Преобладание злаков или злаковидных растений в травостоях характерно не только для лугов, но не в меньшей, а даже в большей степени и для степей, саванн и травянистых болот. Луга характеризуются даже бо́льшим обилием разнотравья, чем типичные степи, саванны, плавни и т. д.

Как справедливо отметил А. П. Шенников (1941), многие угодья, покрытые разнотравными травостоями, обладают всеми основными, наиболее существенными признаками лугов. По экологическим и биологическим признакам компонентов, по ритму сезонного развития, по структуре они являются типичными лугами. Кроме того, среди злаков и осоковых имеется очень большое разнообразие в отношении экологии, структуры образуемых ими сообществ и т. д. Некоторые злаковые сообщества стоят по ряду существенных признаков дальше друг от друга, нежели от соответствующих разнотравных сообществ. Следовательно, нет оснований не относить к лугам угодья, покрытые разнотравными травостоями.

Л. Г. Раменский в своем определении луга отмечает, что растительность лугов нормально (разрядка наша, — *Т. Р.*) образована в основном многолетними мезофильными травами. Этим он, по-видимому, хотел подчеркнуть, что к лугам следует относить и угодия, временно покрытые растительностью с преобладанием однолетних травянистых растений, возникшей в результате нарушения сообществ, образованных многолетними мезофильными травами (например заросли *Polygonum*

---

[1] В качестве важного условия для существования высокотравья отмечается высокая влажность воздуха (Панютин, 1939). Однако не меньшее, а вероятно даже большее значение имеет богатство почв легко доступными соединениями азота (нитратами).

aviculare L. на выбитых луговых пастбищах). Это предложение следует признать правильным.

Некоторые исследователи (Stebler u. Schroeter, 1892; Короткий, 1912, и др.) в числе признаков луга отмечают растительность, покрывающую почву более или менее «замкнутым ковром». Более или менее сомкнутые травостои действительно характерны для лугов; по этому признаку они отличаются от некоторых пионерных группировок, состоящих из многолетних травянистых мезофитов.

Многие исследователи в число признаков луга включают особенности сезонного ритма развития. Этот признак признается весьма существенным при разграничении лугов от степей и саванн. Длительность вегетации и ее приуроченность к определенным сезонам зависит от условий произрастания. Среди травянистой растительности в этом отношении наблюдается большое разнообразие. Основными типами можно считать следующие:

1) гидротермические условия благоприятны для вегетации растений в течение всего года (поймы и другие пониженные элементы рельефа в тропиках и субтропиках); в СССР этот тип представлен зарослями гигантских злаков (*Erianthus ravaennae* [L.] P. B. и др.) в поймах некоторых рек Средней Азии;

2) гидротермические условия благоприятны для вегетации растений лишь в течение некоторых сезонов, в остальное время она прерывается в связи с недостатком тепла или влаги;

а) луга — период перерыва в вегетации обусловлен низкими температурами и приурочен к зиме; недостатка влаги в течение теплого вегетационного периода (весна, лето, осень) не ощущается в связи с особенностями климата (обилие атмосферных осадков) или местоположения (поймы, понижения);

б) саванны — вегетация прерывается в связи с недостатком влаги во время длительного жаркого сухого лета; растения вегетируют весной в период обильных атмосферных осадков, а частично зимой и осенью;

в) степи — вегетация в течение года прерывается дважды: летом в связи с недостатком влаги, обычно на относительно непродолжительный срок, и зимой, в результате снижения температуры.

Таким образом, для лугов характерна непрерывная вегетация в течение всего теплого вегетационного периода. Это не означает, что здесь не может происходить иногда замедления вегетации в результате длительных летних засух. Но в то время как для степей это обычное, нормальное явление, сопровождающееся прекращением вегетации доминантов, на лугах летняя депрессия происходит редко и выражается лишь в замедлении роста преобладающих растений.

Длительность периода вегетации на лугах может быть весьма различной — от 2—3 месяцев до круглого года. В Новой Зеландии, например, есть луга с преобладанием в травостоях *Lolium perenne* L. и *Trifolium repens* L., вегетирующих в течение всего года: в зимнее время рост растений сильно задерживается, но не прекращается. По существу вегетация на лугах происходит в течение всего года и во многих других районах с мягкими зимами. Поэтому правильнее говорить, что для лугов характерно замедление роста трав вплоть до полного прекращения вегетации в зимнее время.

Если принять, что одним из отличительных признаков саванн (сборного и генетически неоднородного образования) является приуроченность вегетации к влажному дождливому периоду, а периода покоя к жаркому сухому времени года (Варминг, 1902), то следует согласиться с

П. Н. Овчинниковым (1940, 1948) и Е. М. Лавренко (1956), которые относят «эфемероидные луга» Средней Азии к полусаваннам; их следует рассматривать как переходные образования между лугами и саваннами.

Заросли гигантских злаков (*Erianthus ravaennae* [L.] P. B. и др.) в поймах рек Средней Азии, характеризующиеся круглогодичной вегетацией, нельзя относить к саваннам. В то же время не ясно, можно ли их причислить к лугам или же их необходимо выделить в особый тип травянистой растительности.

Остановимся на условиях произрастания растений, характерных для лугов.

Почвы лугов очень разнообразны. Это связано в первую очередь с различиями в происхождении и возрасте лугов. Луга в ряде случаев возникают на субстратах, не измененных почвообразовательным процессом, и в связи с этим, в зависимости от их возраста, им свойственны различные почвы — от неразвитых до дерновых («луговых»). В то же время многие типы лугов образовались на почвах, сформировавшихся под другой растительностью: на подзолистых почвах на месте расчищенных лесов, на торфяных почвах после осушки болот, на черноземах при орошении степей и т. д.

Многие луга увлажняются не только атмосферными, но и почвенно-грунтовыми водами, а также водами рек и поверхностного стока, существенно влияющими на хо́д почвообразовательного процесса. В связи с этим очень трудно выделить признаки почв, свойственные всем лугам. Общим для всех лугов, несомненно, является воздействие на почву мезофильных многолетних травянистых растений, выражающееся в задернении и в накоплении органического вещества. Однако выраженность «дернового» процесса бывает очень различной, и, кроме того, его признаки часто маскируются признаками почв, сформировавшихся раньше под растительностью другого типа, отложением наилка и т. д.

Естественно, поэтому, что для определения луга используются экологические признаки почв, в особенности увлажнение.

По Л. Г. Раменскому, для лугов характерно «высокое, но не избыточное и относительно обеспеченное увлажнение», а по П. Д. Ярошенко (1957 : 59), водный режим лугов характеризуется «чередованием переувлажнения и более или менее значительного просыхания». Определения Раменского и Ярошенко, однако, недостаточно точно характеризуют водный режим лугов. Луга формируются в довольно широких пределах увлажнения и его переменности. Так, по А. П. Шенникову (1941), к лугам относятся не только эумезофитные, но и ксеромезофитные и гидромезофитные группировки. По экологическим шкалам Раменского (Раменский и др., 1956), увлажнение лугов варьирует от 47-й ступени (остепненные луга) до 93-й ступени (болотистые луга). Луга, следовательно, образуются на почвах от сухих до сырых (болотистых). Для сухих почв лугов характерно, однако, отсутствие снижения содержания влаги до пределов, вызывающих прекращение вегетации; этим луга отличаются от степей. Водный режим почв сырых лугов характеризуется полным насыщением их влагой,[1] а иногда длительным (до 2 и более месяцев) застоем вод на поверхности с ее последующим обсыханием; этим луга отличаются от болот, которым свойственно постоянное (или в течение большей части вегетационного сезона) насыщение почвы влагой.

---

[1] При характеристике водного режима нецелесообразно говорить об «избыточном увлажнении», «переувлажнении» и т. д. в силу условности таких определений. Почва, избыточно влажная для одних растений, является нормально влажной или даже недостаточно влажной для других видов растений.

На разных лугах встречаются различные условия переменности увлажнения — от «высокообеспеченного водного питания» (ступени 1—4 по шкалам Л. Г. Раменского), что характерно для низинных лугов северо-западных районов европейской части СССР, до «резко переменного увлажнения» (ступени 16—20), свойственного лиманам и поймам Юго-Востока (Раменский и др., 1956).

Признак, вводимый П. Д. Ярошенко (1957 : 59) в определение луга, — «чередование переувлажнения и более или менее значительного просыхания», если его понимать как достаточно резко выраженную переменность в увлажнении, свойствен лишь части типов лугов; поэтому его не следует включать в определение луга. Ярошенко ссылается на Ю. А. Ливеровского и Л. П. Рубцову (1956 : 4), которые указывают, что переменность в увлажнении «определяет особенности лугового процесса». Однако это положение сформулировано указанными авторами на основании изучения своеобразных почв Зее-Буреинской равнины, названных ими луговыми, но не являющихся характерными для большей части типов лугов. Менее резко выраженная переменность в увлажнении широко распространена не только на лугах, но и в лесах, степях и т. д.

Из пояснительного текста к экологическим шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956 : 66—67) явствует, что почвы лугов очень разнообразны по богатству и засоленности, варьируя от бедных до богатых и от незасоленных до среднезасоленных.

В определении границ луга на бедных и кислых почвах, с одной стороны, и на щелочных и резкозасоленных почвах, с другой, основным критерием должно быть наличие более или менее сомкнутых травостоев, образованных многолетними мезофильными травами. При нарастании бедности и кислотности почв травостои разреживаются, преобладание получают кустарнички, мхи и лишайники — луг переходит в пустошь. При увеличении засоленности и солонцеватости почв многолетние мезофильные травы замещаются однолетниками и полукустарниками. Следовательно, отпадает необходимость в той части определения луга, данного Л. Г. Раменским, где почвы лугов характеризуются как «не очень кислые или резкощелочные или резкозасоленные», тем более, что такая характеристика недостаточно определенна.

Приняв за критерий луга наличие сомкнутых травостоев, состоящих из многолетних мезофитов, следует причислить к лугам и белоусники, относимые А. П. Шенниковым к пустошам. Белоус — мезофильное олиготрофное растение. Его преобладание на пустошных лугах обусловлено прежде всего недостатком на этих угодьях легкодоступных питательных веществ и повышенной кислотностью, а не температурным и водным режимами. В этом убеждают результаты опытов с внесением удобрений и извести на белоусниках.

К лугам также следует относить кобрезиевые «пустоши», «альпийские ковры» и ряд других типов высокогорных угодий (Станюкович, 1957).

Луга наиболее широко распространены в районах с умеренным климатом (лесостепь, подзоны широколиственных, смешанных и частично хвойных лесов, высокогорья более южных районов). Однако не температурный фактор ограничивает распространение лугов к северу и югу от умеренных широт. В более высоких широтах распространение лугов ограничено бедностью почв (косвенно зависящей от температурного режима). При внесении удобрений, не меняя климата, на месте тундр можно создать луга.

В степной, полупустынной и пустынной зонах распространение лугов лимитируется недостатком влаги. Восполнив недостаток воды орошением, можно создать луга на месте степей и пустынь. Следовательно, возможность образования и существования лугов определяется влагой и обеспеченностью питательными веществами, а не температурным режимом. Нет основания поэтому включать в определение луга характеристику температурных условий.

Луга образуются и в настоящее время, и часто их формирование происходит в течение длительного срока, проходя ряд стадий. При наличии достаточного материала можно установить ряды, отражающие постепенное образование луга на обнаженных субстратах или на месте уничтоженной в результате деятельности человека растительности других типов. Границы между лугами и начальными стадиями их формирования можно провести лишь условно.

Трудности возникают также в связи с тем, что развитие новой растительности, после нарушения ранее существовавшей или при заселении обнаженных субстратов, может идти различными путями. Так, заросль *Equisetum arvense* L. на речной отмели может в дальнейшем превратиться или в луг, или в ивняк и т. д. Безотносительно к этому такие образования можно рассматривать как начальные стадии формирования лугов.

Приняв за основу формулировки А. П. Шенникова и Л. Г. Раменского и частично дополнив их, можно дать следующее определение лугов: луга — это биогеоценозы (угодья), растительность которых представлена травянистыми сообществами с более или менее сомкнутыми травостоями, образованными в основном многолетними, мезофильными (т. е. растениями среднего водного довольствия) травами, имеющими зимний перерыв (или резкое снижение) в вегетации, нормально вегетирующими без летней депрессии; луга характеризуются почвами различного увлажнения (от сухих до сырых), различной переменности увлажнения (от высокообеспеченного до резкопеременного), различного богатства (от бедных до богатых) и различной засоленности (от пресных до среднезасоленных).

Необходимо монографическое изучение материалов по травянистым биогеоценозам. Тогда станет возможным более точное определение основных типов травянистых биогеоценозов, в том числе и луга.

ЛИТЕРАТУРА

Варминг Е. (1902). Распределение растений в зависимости от внешних условий. — Короткий М. Ф. (1912). К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы. — Лавренко Е. М. (1956). Травянистая растительность субтропических континентальных районов СССР. В кн.: Вопросы географии. — Ливеровский Ю. А. и Л. П. Рубцова. (1956). Почвы Зейско-Буреинской равнины и проблема их генезиса. Почвовед., 5. — Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот., 3. — Овчинников П. Н. (1948). О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 10. — Панютин П. С. (1939). Высокотравье западного Кавказа. Изв. Всесоюзн. географ. общ., *9*. — Работнов Т. А. (1950). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, отд. биолог., *55*, 2. — Работнов Т. А. (1955). Разногодичная изменчивость лугов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., *60*, 3. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков и И. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Станюкович К. В. (1957). О принципах классификации растительности высокогорий. В кн.: Тез. докл. Делегатск. съезда Всесоюзн. общ. (9—15 мая 1957 г.), IV. — Шенников А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, *I*. — Шенников А. П. (1941.) Луговедение. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Шенников А. П. (1954а). Луг. БСЭ, *25*. — Шенников А. П. (1954б). Изучение лугов в СССР. В кн.: Вопр. бот., *I*. — Шлыгина Е. (1926). Работа лаборатории Отдела луговедения. Изв. Гос. лугов. инст., *4*. — Ярошенко П. Д. (1957). К вопросу о классификации лугов. В кн.: Тез. докл. Делегатск. съезда Всесоюзн. бот. общ. (9—15 мая 1957 г.), IV. — Könekamp A. (1930). Berichte über die Tätigkeit des

Instituts für Grundlandwirtschaft. Landw. Jahrbuch., Ergänz. Bände. — Stebler F. G. u. C. Schroeter. (1892). Versuch einer Übersicht über Wiesentypen der Schweiz. Landw. Jahrbuch d. Schweiz., *6*.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт кормов им. В. Р. Вильямса,
Московская область, ст. Луговая.

REGARDING THE EXACT MEANING OF THE TERM «MEADOW»

By T. A. Rabotnov

SUMMARY

Definitions of the term «meadow» given by A. P. Shennikov, L. G. Ramensky, P. D. Yaroshenko and other authors are revised.

Peculiar features of the meadow vegetation, the principles of its development, and its seasonal rhythm are discussed as well as the habitat factors, primarily, the soil and its moisture.

An attempt is made to define more precisely the distinguishing characters of meadow, enabling us to discern it from the other types of grassland.

On the basis of his conclusions concerning the above stated problems, the author proposes his own definition of the term «meadow». By this term he denotes biogeocoenoses the vegetation of which forms dense stands consisting mainly of perennial herbaceous mesophytes characterized by a pause or a considerable fall in the intensity of vegetating in winter; usually no summer depression in vegetating is observed. Meadow soils vary in their fertility salinity and moisture content.

А. П. Жузе

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФЛОРЫ МОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*DIATOMEAE*) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ В ТРЕТИЧНОМ И ЧЕТВЕРТИЧНОМ ПЕРИОДАХ

С 4 таблицами рисунков

(Получено 26 IX 1957)

Донные отложения дальневосточных морей и развитые на их берегах диатомовые породы третичного возраста дают исключительно ценный материал для изучения истории формирования современной морской флоры диатомовых. Историю развития морских диатомей на Дальнем Востоке удается восстановить, начиная с верхнего миоцена, и определить их основные флористические особенности вплоть до настоящего времени. Наиболее ценным является то обстоятельство, что ископаемые флоры можно изучать в диатомитах, где диатомовые являются породообразующими. При этом в них меньше всего приходится ожидать встретить следы переотложения или переноса диатомовых, а следовательно, можно рассчитывать найти большее, чем в иных случаях, соответствие с распределением диатомовых в биоценозах. Оказалось, что среди современных морских диатомовых имеются многочисленные третичные формы, сохранившиеся от флоры миоценовых и плиоценовых морей. На фоне основного ядра флоры определенного возраста древние пережитки обычно находятся в меньшинстве. Более редки случаи, когда древние виды не теряют своего значения и в составе новой флоры. Таким образом, состав диатомовых в миоценовой, плиоценовой и четвертичной флорах не однороден в возрастном отношении и, наряду с молодым или новым комплексом форм, включает древние консервативные элементы. Эта черта настолько явно проявляется при анализе дальневосточной морской флоры диатомовых, что, несомненно, свидетельствует о прямой преемственности флоры и о развитии ее при относительно постоянных физико-географических условиях. С другой стороны, в этом может найти объяснение и факт исключительного своеобразия дальневосточных диатомовых, в особенности плиоценового и четвертичного возрастов. Однако никак нельзя считать, что за третичный и четвертичный периоды диатомовые в дальневосточных морях мало изменились. Наоборот, мы констатируем в составе дальневосточной флоры каждого возраста наличие ярко выраженного прогрессивного элемента, наиболее массового и количественно господствующего. Новые данные по морским диатомовым на Дальнем Востоке опровергают мысль о медленности эволюции диатомовых водорослей вообще и верхнетретичных, в частности. Но многие виды из числа древних диатомовых не оставались постоянными весь этот длительный промежуток времени, а, как будет показано ниже, частично изменялись.

Наиболее резкие систематические отличия присущи миоценовой, плиоценовой, а также четвертичной флоре в целом. В то же время, главным образом количественные особенности отличают нижнеплиоценовую флору от среднеплиоценовой и последнюю от верхнеплиоценовой.

Огромная роль диатомовых водорослей в жизни третичных, четвертичных и современных морей на Дальнем Востоке позволяет использовать их при стратиграфическом и палеогеографическом исследовании соответствующих отложений. Перспективность диатомового метода для восстановления географических условий Охотского и Берингова морей в прошлом была показана при изучении диатомовых в донных осадках этих водоемов (Жузе, 1954, 1957б).

Морские диатомовые породы на Дальнем Востоке известны с верхнемиоценового возраста, на Японских островах — со среднего миоцена (Okuno, 1952). За весь этот длительный промежуток времени, исчисляемый многими миллионами лет, роль диатомовых в жизни морей была исключительно велика. Обилие диатомовых указывает на существование неизменно благоприятных условий для их развития и, по-видимому, не менее благоприятных по сравнению с современными. Эти водоросли участвовали в третичное время в образовании осадков, о чем приходится судить по широко распространенным на Камчатке, Сахалине, Курильских о-вах, о-вах Прибылова и на Командорских о-вах мощным (на п-ве Шмидта до 1000 м) толщам диатомитов и опок. Только для Японских о-вов Талиаферо (Taliaferro, 1933) и Окуно (Okuno, 1952) насчитывают до 70 месторождений диатомитов промышленного значения. Для Охотского, Берингова и северной части Японского морей исключительная роль диатомовых в современном осадкообразовании показана А. В. Соловьевым (1952), П. Л. Безруковым (1955), А. П. Лисицыным (1955) и Д. Е. Гершановичем (1956). Осадки типа диатомовых илов образуются теперь на огромных площадях дна Охотского и Берингова морей.

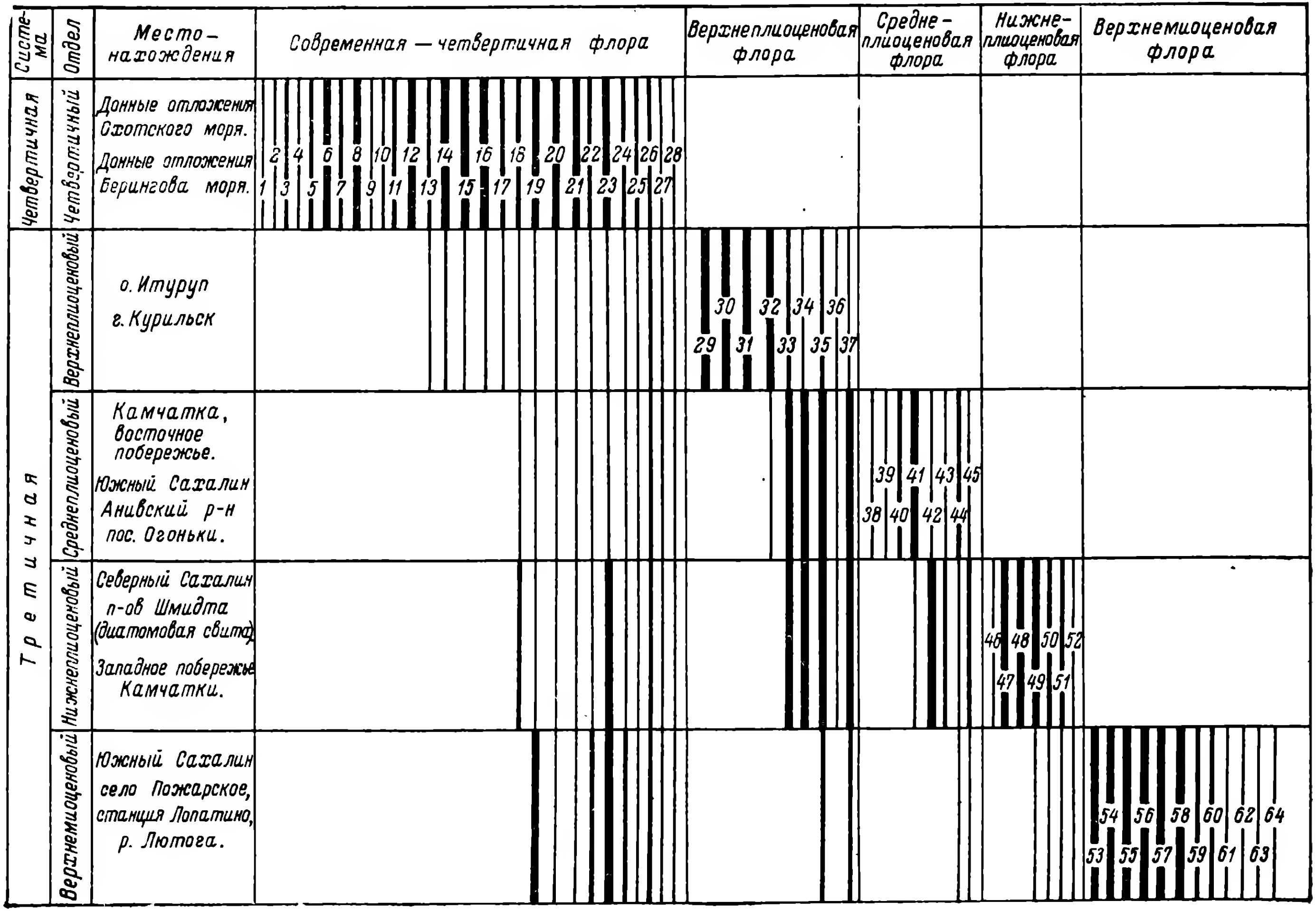
Интересно, с другой стороны, отметить, что на материковых побережьях Берингова, Охотского и Японского морей верхнетретичные и четвертичные морские диатомовые породы не известны. Здесь, примерно в то же время, отлагались диатомовые озерные осадки, впоследствии давшие начало диатомовым породам пресноводного генезиса. Пресноводное осадконакопление на Камчатке, Сахалине и на большей части Японских о-вов, судя по данным диатомового анализа, началось позднее, во всяком случае не раньше конца среднего плиоцена. Морские верхнеплиоценовые породы до сих пор удалось обнаружить только на южных Курилах и на о-ве Хоккайдо. Морские диатомиты четвертичного возраста не найдены на Сахалине, Камчатке, в Приморье. На о-ве Итурупе известны пресноводные озерные диатомиты послеледникового возраста.

Таким образом, смена осадконакопления произошла на Дальнем Востоке в конце плиоцена.

Используя весь имеющийся материал и основываясь преимущественно на диатомовых, образующих диатомиты, мы поставили себе задачу выделить руководящие флористические комплексы видов для каждой геологической эпохи и проследить ход развития морских диатомовых на Дальнем Востоке. Первое по существу имеет чисто практический интерес; при этом преследуется цель дать возможность более широкого использования метода диатомового анализа при стратиграфическом изучении морских отложений третичного и четвертичного возрастов на Дальнем Востоке. Второй вопрос — более специальный, он касается эволюции диатомовой флоры вообще в условиях относительной стабильности физико-географической обстановки на Дальнем Востоке.

В результате суммирования всего накопленного материала была получена возможность для составления таблицы, изображающей основ-

Таблица I


Систе-ма
Отдел
Место-нахождения
Современная — четвертичная флора
Верхнеплиоценовая флора
Средне-плиоценовая флора
Нижне-плиоценовая флора
Верхнемиоценовая флора
Четвертичная
Четвертичный
Донные отложения Охотского моря.
Донные отложения Берингова моря.
Третичная
Верхнеплиоценовый
о. Итуруп
г. Курильск
Среднеплиоценовый
Камчатка, восточное побережье.
Южный Сахалин Анивский р-н пос. Огоньки.
Нижнеплиоценовый
Северный Сахалин п-ов Шмидта (диатомовая свита)
Западное побережье Камчатки.
Верхнемиоценовый
Южный Сахалин село Пожарское, станция Лопатино, р. Лютога.
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28
29 30 31 32 33 34 35 36 37
38 39 40 41 42 43 44 45
46 47 48 49 50 51 52
53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64

ные этапы развития морских диатомовых, с указанием их видового состава и возраста (табл. I). В этой таблице в списке диатомовых (обозначены цифрами), характеризующих флору каждого возраста, виды размещены в следующем порядке: слева — наиболее молодые, а чем далее к правой части списка — тем все более древние. Роль каждого вида в составе флоры данного возраста показана различной толщиной линии. Стратиграфическая колонка и указание на местонахождение флоры находятся в левой части таблицы. В составе флоры определенного возраста приводятся руководящие, количественно доминирующие виды. Флора четвертичного возраста дана суммарно для Охотского и для Берингова морей. В разделе четвертичной флоры справа помещены все те виды, которые сохранились в современной флоре с верхнемиоценового времени. Из представленных данных очевидно, что во всех случаях полного обновления состава диатомовых не происходило и что морские современные и четвертичные диатомовые в дальневосточных морях многими своими чертами обязаны миоценовой и плиоценовой флоре.

Дальневосточная флора морских диатомовых прошла сложный путь развития, однако за весь длительный период своего существования она сохранила многие черты, свойственные ей в прошлом.

I. Морские диатомовые верхнего миоцена Дальнего Востока

Материалом для воссоздания миоценовой флоры Дальнего Востока послужили диатомовые, входящие в состав диатомитов Анивского, Невельского и Корсаковского районов Южного Сахалина (Смехов, 1948). Мы использовали также литературные данные по морской миоценовой флоре Дальнего Востока. Наиболее ценные материалы имеются в работах Ханна (Hanna, 1919, 1929) о диатомовых о-вов Прибылова в Беринговом море, Окуно (Okuno, 1952) о диатомовых западного побережья о-ва Хонсю и, наконец, в исследовании Манна (Mann, 1907), касающемся диатомовых в осадках островной отмели Командорских о-вов.

Из изученных нами верхнемиоценовых отложений Южного Сахалина наилучшей сохранности диатомовые оказались в диатомитах, залегающих в долине р. Лютоги,

Основные этапы развития морских диатомовых водорослей на Дальнем Востоке

1 — *Melosira arctica*; 2 — *Stephanopyxis nipponica*; 3 — *Thalassiosira hyalina*; 4 — *Th. kryophila*; 5 — *Coscinodiscus curvatulus*; 6 — *C. oculus-iridis*; 7 — *Rhizosolenia alata*; 8 — *Rh. hebetata*; 9 — *Rh. setigera*; 10 — *Rh. styliformis*; 11 — *Denticula marina*; 12 — *Thalassiothrix longissima*; 13 — *Fragilaria oceanica*; 14 — *Chaetoceros furcellatus*; 15 — *Ch. subsecundus*; 16 — *Bacterosira fragilis*; 17 — *Biddulphia aurita*; 18 — *Asteromphalus robustus*; 19 — *Thalassiosira nordenskiöldii* и *Th. nordenskiöldii* f. fossilis; 20 — *Th. excentrica* и *Th. antiqua*; 21 — *Th. gravida* и *Th. gravida* f. fossilis; 22 — *Melosira sulcata*; 23 — *Coscinodiscus marginatus* и *C. marginatus* f. fossilis; 24 — *Actinoptychus undulatus* typ.; 25 — *Isthmia nervosa*; 26 — *Thalassionema nitzschioides*; 27 — *Arachnoidiscus ehrenbergii*; 28 — *Cocconeis costata*, *C. dirupta*, *C. scutellum*, *C. vitrea*; 29 — *Thalassiosira indefinita*; 30 — *Chaetoceros* sp. (*pliocenica*); 31 — *Chaetoceros* spp. (споры); 32 — *Denticula kamtschatica*; 33 — *Thalassiosira zabelinae*; 34 — *Th. usatschevii*; 35 — *Stephanopyxis turris* var. *cylindrus* и var. *intermedia*; 36 — *Coscinodiscus decoratus*; 37 — *Stephanopyxis inermis*; 38 — *Coscinodiscus* cf. *crenulatus*; 39 — *Rhabdonema japonicum*; 40 — *Cocconeis bicharensis*; 41 — *Cosmiodiscus insignis*; 42 — *Thalassiosira haynaldiella*; 43 — *Porosira pliocenica*; 44 — *Coscinodiscus elegans*, *C. meditatus*; 45 — *Cymatosira belgica*, *C. japonica*; 46 — *Xystotheca hustedtii*; 47 — *Synedra jouseana*; 48 — *Trachysphenia australis*; 49 — *Cosmiodiscus intersectus*; 50 — *Coscinodiscus temperei*; 51 — *Rouria peragalii*; 52 — *Ruthilaria longicornis*; 53 — *Melosira* cf. sol.; 54 — *Actinoptychus campanulifer*; 55 — *A. undulatus* f. *miocenica*; 56 — *Chaetoceros cornigerum*; 57 — *Ch. gaponovii*; 58 — *Ch. miocenicus*; 59 — *Chaetoceros* spp. (споры); 60 — *Rhizosolenia curvirostris*; 61 — *Stephanopyxis grunowii*; 62 — *Arachnoidiscus giganteus*; 63 — *Auliscus grunowii*; 64 — *Fragilaria miocenica*.

затем в диатомитах в 400 м южнее ж.-д. станции Лопатино и вблизи сел. Пожарского. Флора диатомовых у ст. Лопатино качественно более разнообразна. На основании фауны кардид Л. С. Житкова и А. П. Ильина[1] датируют отложения диатомита у ст. Лопатино верхним горизонтом маруямской свиты, т. е. верхним миоценом.

Следует сделать некоторые общие замечания, касающиеся морских диатомовых миоценового возраста. Во-первых, большей частью им присущ более широкий географический ареал, по сравнению с диатомовыми плиоценового возраста. Во-вторых, для миоценовой флоры всех известных местонахождений очень характерен родовой состав, в котором наиболее типичны: *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Actinoptychus*, *Arachnoidiscus*, *Coscinodiscus* и *Stephanopyxis*. Миоценовые флоры Испании, Алжира и Ирана, США в этом отношении не представляют исключения. В составе палеогеновой флоры представители двух первых родов достоверно даже не известны. Большое разнообразие видов р. *Actinoptychus* характеризует миоценовую флору также вне зависимости от ее географического положения.

Во флоре верхнего миоцена на Дальнем Востоке различаются три группы видов.

1-я группа — типично миоценовые виды, вымершие к началу плиоценового периода: *Melosira* cf. sol (Ehr.) Kütz., *Stephanopyxis grunowii* Gr. et St., *Rhizosolenia curvirostris* Jousé, *Actinoptychus campanulifer* A. S., *A. undulatus* f. *miocenica* Jousé, *Auliscus grunowii* Brun., *Arachnoidiscus giganteus* Pant., *Chaetoceros cornigerum* Jousé (споры), *Ch. gaponovii* Jousé (споры), *Ch. miocenicus* Jousé (споры), (табл. II, фиг. 1, 2, 8, 12, 17, 20). В составе этой группы численное превосходство принадлежит *Chaetoceros* и *Actinoptychus*. Следовательно, присущее современному морскому планктону господство *Chaetoceros* началось с миоценового периода; разнообразие спор этого рода, сохранившихся в ископаемом состоянии, позволяет предполагать участие в составе флоры по крайней мере 10—12 видов. А если учесть, что споры образуют только неритические виды диатомовых, а океанические виды их не имеют, то количество видов *Chaetoceros* должно быть еще увеличено. От объединения миоценовых видов *Chaetoceros* с современными только на основании покоящихся спор приходится отказаться во избежание возможных ошибок. Даже для современных представителей *Chaetoceros* определение видов по спорам часто затруднено.

В миоценовых флорах Италии, Испании, Греции, Калифорнии споры, морфологически близкие спорам *Chaetoceros*, объединены в род *Xanthiopyxis* Ehr.; возможно, что они принадлежат также *Chaetoceros* или, что более вероятно, близкому к нему роду.

Миоценовые виды р. *Actinoptychus* фактически не изучены. Объединение большого числа различных форм в один вид *Actinoptychus undulatus* Bail. несомненно ошибочно, даже учитывая исключительный полиморфизм данного вида. В своей работе я временно выделяю две наиболее частые формы *Actinoptychus undulatus* в качестве разновидностей, которые впоследствии следует перевести в категорию видов.

2-я группа — миоценовые виды, вошедшие в состав плиоценовой флоры: *Stephanopyxis inermis* Jousé, *St. turris* var. *cylindrus* Grun., *St. turris* var. *intermedia* Grun., *Coscinodiscus temperei* Brun, *Cosmiodiscus intersectus* (Brun) Jousé, *Rouxia peragallii* Brun et Herib., *Cymatosira belgica* Grun. (табл. II, фиг. 3, 4, 13, 14, 15, 21, 22, 23, 24).

---

[1] По сообщению В. М. Лаврова.

В отличие от видов из 1-й группы, данный комплекс находится в подчиненном положении, высокое развитие получая лишь в плиоцене. Наиболее характерные элементы этого комплекса — *Cosmiodiscus intersectus* и *Stephanopyxis inermis* — в нижнем плиоцене достигают массового развития.

3-я группа — миоценовые виды, существующие до настоящего времени. Здесь различаются две подгруппы видов: а) виды, за время длительного существования не претерпевшие заметных морфологических изменений, и б) виды, значительно за это время морфологически изменившиеся. В составе первой подгруппы, наиболее консервативной, находятся главным образом сублиторальные и эпифитные виды: *Melosira sulcata* (Ehr.) Kütz., *Actinoptychus undulatus* Bail. typ., *Isthmia nervosa* Kütz., *Arachnoidiscus ehrenbergii* Bail., *Thalassionema nitzschioides* Grun., *Cocconeis costata* Greg., *C. dirupta* Greg., *C. scutellum* Ehr., *C. vitrea* Brun (табл. II, фиг. 5, 6, 10, 11). Первые два наиболее характерных вида данной подгруппы населяют придонные слои мелководий, являясь типично сублиторальными диатомовыми.

Значительно больший интерес представляют диатомовые, входящие в состав второй подгруппы, которая объединяет типично дальневосточные элементы морской флоры, сохранившиеся в современных морях, но с заметными морфологическими изменениями панциря. Это предки типичных современных диатомовых Берингова, Охотского и северной части Японского морей (табл. II, фиг. 9, 18, 19) — *Coscinodiscus marginatus* Ehr., *Thalassiosira nordenskiöldii* Cl., *Th. excentrica* (Ehr.) Cl., *Th. gravida* Cl., *Porosira glacialis* (Grun.) Jorg. Часть их известна в литературе под другими названиями, как например, *Thalassiosira antiqua* A. Cl. — не что иное, как древняя форма вида *Th. excentrica* (Ehr.) Cl.; *Porosira antiqua* Jousé — древняя форма современной *P. glacialis* (Grun.) Jorg. Многие миоценовые формы, в отличие от их современных потомков, впредь до описания указаны с прибавлением «f. *fossilis*» (табл. III, фиг. 1—15).

В миоценовой флоре только два вида из этого комплекса имеют массовое развитие: *Coscinodiscus marginatus* Ehr. f. *fossilis* и *Thalassiosira nordenskiöldii* Cl. f. *fossilis*; другие встречаются со значительно меньшей частотой. По Ломану (Lohman, 1942), *C. marginatus* существует со среднего миоцена, что весьма вероятно, если учесть исключительно высокое развитие данного вида в верхнемиоценовой флоре. Современный *C. marginatus* Ehr. — характерный бореальный океанический вид дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Роль его в составе миоценовой, плиоценовой, четвертичной и современной флор на Дальнем Востоке одинаково велика, и лишь относительное снижение встречаемости наблюдается в нижне- и среднеплиоценовых осадках.

В систематической литературе в отношении *C. marginatus* Ehr. существует значительная путаница. Дело в том, что структура створки у этого вида очень резко меняется, смотря по тому, как она расположена по отношению к глазу наблюдателя: полостью или наоборот. В первом случае виден широкий, очень груборебристый край створки и весьма выпуклые ареолы с большой круглой порой на внешней стенке камеры; во втором случае край створки не виден, так как этому мешает ее высокий загиб, шестигранные ареолы кажутся плоскими, их внешняя поверхность вблизи стенок ясно пористая. У *C. marginatus* наблюдается большое разнообразие в отношении добавочных мелких пор на наружной стенке ареол. У большинства современных видов эти поры находятся только по бокам наружных стенок ареолы, у древних же видов добавочная структура в виде мелких или крупных пор чаще покрывает всю наружную оболочку ареол, создавая исключительно красивый рисунок. Однако как те, так и другие ареолы могут встречаться и у современных, и у древних форм, хотя для последних явно более характерны ареолы со сплошной пористой наружной оболочкой. Также нередки пористые створки в современном тихоокеанском планктоне.

Указанные резкие отклонения в структуре панциря, которые наблюдаются при его различном положении, вызывали понятные ошибки в описаниях. Так, например, *Coscinodiscus robustus* Grev. и *C. herkulus* Brun в действительности не что иное, как *C. marginatus* Ehr , обращенный полостью створки от глаза наблюдателя. Ханна и Грант (Hanna a. Grant, 1926) рассматривают *C. robustus* Grev. как *Endictya robusta* (Grev.) Hanna a. Grant, исходя из наличия высокого загиба створки. Им следует Ломан (Lohman, 1942) при описании диатомовых в донных отложениях Северной Атлантики, хотя и замечает, что отличить *Endictya robusta* от *Coscidoniscus marginatus* чрезвычайно трудно. Наиболее точные изображения структуры *C. marginatus* Ehr. можно найти у Капп (Cupp, 1943). Очень возможно, что такие резкие отклонения в структуре ареол связаны с ростом клетки; однако для решения этого вопроса необходимы экспериментальные исследования.

Заканчивая характеристику морских диатомовых миоценового возраста, следует отметить, что по сравнению с плиоценовыми формами у них слабее выражена дифференциация и имеется больше видов широкого географического распространения. Исследуемые нами диатомиты, по всей вероятности, накапливались у верхнего края материкового склона миоценового моря, так как диатомовые в них смешанного состава и наряду с неритическими в большом числе присутствуют океанические виды. Именно смешанный состав диатомовых наиболее характерен в современных Охотском и Беринговом морях для зоны осадков, располагающейся на материковом склоне (Жузе и Семина, 1955; Жузе, 1957а, 1957б).

II. Морские диатомовые плиоцена Дальнего Востока

Граница между миоценовой и плиоценовыми флорами диатомовых определяется массовым появлением *Thalassiosira* и *Stephanopyxis*. Бо́льшая часть их в диатомитах сохранилась в форме спор. В отличие от миоценовой флоры, здесь значительно меньшую роль играют *Chaetoceros*, *Rhizosolenia* и *Actinoptychus*. В составе флоры появляются разнообразные сублиторальные виды.

1. Нижнеплиоценовая флора диатомовых. Материалом для познания нижнеплиоценовой морской флоры служили диатомиты, широко развитые на п-ве Шмидта Северного Сахалина. Обильные данные для изучения состава флоры дали нижнеплиоценовые диатомиты, известные по западному побережью Камчатки. Возраст диатомовых пород установлен по фауне (Смехов, 1937; Двали, 1957; Дьяков, 1957).

Так же, как в составе миоценовой флоры, мы различаем несколько разнородных группировок диатомовых и в нижнеплиоценовой флоре.

1-я группа — типичные нижнеплиоценовые виды, вымершие к концу нижнего плиоцена: *Trachysphenia australis* Petit, *Synedra jouseana* Sheshukova, *Xystotheca hustedtii* Hanna, *Chaetoceros* cf. *cinctus* Gran., *Cosmiodiscus insignis* Jousé (табл. IV, фиг. 1, 2, 9, 18).

2-я группа — нижнеплиоценовые виды, вошедшие в состав среднеплиоценовой флоры: *Thalassiosira zabelinae* Jousé, *Th. usatschevii* Jousé, *Th. haynaldiella* Jousé, *Th. punctata* Jousé, *Coscinodiscus elegans* Grev., *C. meditatus* Hanna (табл. IV, фиг. 3—8, 10). В составе 2-й группы наиболее многочисленны первые три вида (табл. IV, фиг. 3, 4, 6, 7, 14, 15), отличающиеся грубыми створками и представляющие собой споры *Thalassiosira*, тонко окремненные панцири которых в осадках не сохраняются. В нижнеплиоценовой флоре Северного Сахалина и западной Камчатки все три вида *Thalassiosira* являются почти породообразующими, настолько велико количество створок в отложениях. В современных осадках дальневосточных морей плиоценовые виды этого рода постоянно встречаются во вторичном залегании, наряду с другими грубо окремененными спорами плиоценовых диатомовых.

Указанный комплекс видов сохраняет свое большое значение в составе среднеплиоценовой флоры, и только *Thalassiosira haynaldiella* Jousé находится в ней в состоянии заметного регресса. Что особенно важно отметить у этой группы видов? Прежде всего, они являются типичными элементами дальневосточных морских диатомовых в течение всего плиоценового периода, изобилуя в диатомитах плиоценового возраста на Сахалине и Камчатке. Вместе с тем, эти виды не указываются для плиоценовой флоры Японии (Brun et Tempére, 1889, Pantocsek, 1903—1905; Okuno, 1952). Трудно допустить, что они не были замечены в составе плиоценовых диатомовых Японии, настолько велики их размеры и характерна форма створок. Вернее предполагать наличие уже в нижнем плиоцене дифференциации видового состава в зависимости от географической зональности, т. е., что уже тогда, по-видимому, существовали те различия в составе флоры, которые известны для современных охотоморских и япономорских диатомовых.

В числе диатомовых, появившихся еще в миоцене, в составе нижнеплиоценовой морской флоры массовое участие принимает *Cosmiodiscus intersectus* (Brun) Jousé и *Stephanopyxis inermis* Jousé, значительно увеличивается также встречаемость *Rouxia peragallii* Brun et Herib.

Мы не будем здесь вторично приводить список тех видов, которые входят в состав 3-й группы миоценовой флоры, а следовательно влились в состав плиоценовой флоры.

2. **Среднеплиоценовая флора диатомовых.** Среднеплиоценовая флора впервые была изучена Брун и Темпер (Brun et Tempére, 1889) и Панточеком (Pantocsek, 1903—1905), исследовавшими среднеплиоценовые диатомиты на о-ве Хоккайдо. Позднее диатомовые этого возраста изучались Е. А. Гапоновым (1927) из береговых обнажений бухты Ольги и р. Богачевки в Кроноцком районе восточной Камчатки. Среднеплиоценовая флора восточной Камчатки (от Озерного залива на севере и до р. Наличево на юге) исследована М. М. Забелиной (1934) в разрезах, датированных фауной. Мы использовали материалы из нескольких береговых разрезов Кроноцкого района, частично слагаемых диатомовыми породами. Кроме того, диатомовые среднеплиоценового возраста изучались нами из Анивского района Южного Сахалина (поселок Огоньки).

Среднеплиоценовая флора восточной Камчатки сохраняет в значительной мере черты нижнеплиоценовой флоры западной Камчатки и Северного Сахалина. Однако, по сравнению с последней, отмечается дальнейшее увеличение видового разнообразия, главным образом за счет появления сублиторальных диатомовых. Эта флора делится на 2 группы.

1-я группа — виды, типичные для флоры среднего плиоцена и не перешедшие в состав более молодой флоры: *Rutilaria longicornis* Temp. et Brun, *R. kerneri* Pant., *Rhabdonema japonicum* Temp. et Brun, *Rh. valdelatum* Temp. et Brun, *Raphoneis pinnularia* Brun, *Coscinodiscus* cf. *crenulatus* Grun., *Cocconeis biharensis* Pant. (табл. IV, фиг. 12, 21, 22).

Все указанные виды известны также в среднеплиоценовой флоре о-ва Хоккайдо (Brun et Tempére, 1889).

2-я группа — виды, типичные для флоры среднего плиоцена и вошедшие в состав верхнеплиоценовой флоры: *Denticula kamtschatica* Zabelina, *Stephanopyxis turris* Ralfs, *Coscinodiscus decoratus* Brun (табл. IV, фиг. 11, 19, 20). Что касается *D. kamtschatica*, то этот планктонный вид, особенно многочисленный в диатомитах Кроноцкого района, по праву может служить руководящей диатомовой водорослью в составе флоры среднего плиоцена и является безусловным предшественником *Denticula marina* Semina, характерной для океанического планктона Берингова и Охотского морей.

Комплекс видов *Thalassiosira* и *Stephanopyxis* не снижает своего развития в среднеплиоценовом море и продолжает оставаться в группе ведущих диатомовых. Только численность *Coscinodiscus marginatus* Ehr. f. *fossilis* несколько падает, но, возможно, это связано с более прибрежным фациальным составом среднеплиоценовых диатомитов восточной Камчатки.

3. **Верхнеплиоценовая флора диатомовых.** Материалом для исследования верхнеплиоценовой морской флоры Дальнего Востока служили диатомиты на о-ве Итурупе (Курильские о-ва). Диатомиты найдены Ю. С. Желубовским (1956) в 30—40-метровых террасах вблизи Китокомбината у г. Курильска и в районе оз. Благодатного. Диатомовые в том и другом разрезе отличаются очень плохой сохранностью.

Наиболее характерная черта верхнеплиоценовых диатомовых — их заметное морфологическое сходство с четвертичными видами. Такие виды, как *Thalassiosira excentrica*, *Th. gravida* и *Th. nordenskiöldii*, значительно отличавшиеся по структуре створки в отложениях миоценового и раннеплиоценового времени, в составе флоры о-ва Итурупа приобретают черты сходства с четвертичными формами. Кроме того, в верхнеплиоценовой флоре о-ва Итурупа встречаются единично некоторые виды, которые известны в современной дальневосточной морской флоре: *Biddulphia aurita* Breb. et Godey, *Fragilaria oceanica* Cl., *Trachyneis aspera* Cl., *Bacterosira fragilis* Gran. (найдена только в двух экземплярах), *Bacillaria socialis* Greg., *Raphoneis amphiceros* Ehr., *Rh. surirella* Grun., *Diploneis interrupta* Cl. и др. Среди присутствующего здесь большого количества спор *Chaetoceros* несомненно имеются споры двух четвертичных видов — *Ch. subsecundus* (Grun.) Hust. и *Ch. furcellatus* Bail.

За исключением *Chaetoceros furcellatus* Bail., «четвертичный комплекс» в составе верхнеплиоценовой флоры находится в первоначальной стадии своего развития, и количество отдельных видов этого комплекса очень невелико.

1-я группа — ведущих диатомовых верхнеплиоценового возраста насчитывает 1 вид *Thalassiosira* (*Th. indefinita* Jousé) и до 10 видов *Chaetoceros* (*Chaetoceros* spp., споры). *Thalassiosira indefinita* Jousé имеет такую же форму споры, как и *Th. zabelinae* Jousé, отличаясь малыми размерами (табл. IV, фиг. 16).

2-я группа — включает все плиоценовые характерные виды, продолжающие существовать и в верхнеплиоценовое время, но с явно меньшим обилием: *Thalassiosira zabelinae* Jousé, *Th. usatschevii* Jousé, *Stephanopyxis inermis* Jousé, *Coscinodiscus decoratus* Brun, *Denticula kamtschatica* Zabelina. За исключением последнего вида, присутствующего в массе, все остальные показывают явные признаки вымирания, так же как заметно уменьшается развитие *Coscinodiscus marginatus* Ehr. f. *fossilis*.

Обилие спор рода *Chaetoceros*, среди которых насчитывается до 10, а возможно и более, видов, можно рассматривать как указание на осадконакопление в неритической зоне верхнеплиоценового моря. Обращает на себя внимание появление в эту эпоху многих холодолюбивых диатомовых, позднее в составе четвертичной флоры достигших своего расцвета. Это прежде всего аркто-бореальные *Chaetoceros furcellatus* Bail., *Ch. subsecundus* (Grun.) Hust., *Fragilaria oceanica* Cl. и *Bacterosira fragilis* Gran. Возможно, что появление этого комплекса видов в верхнем плиоцене знаменует начавшееся похолодание.

Следует подчеркнуть, наконец, что верхнеплиоценовая флора на о-ве Итурупе в основном имеет черты третичной флоры, так как в ее составе третичные плиоценовые виды сохраняют господство.

Выводы

1. В истории развития дальневосточной флоры морских диатомей намечается несколько этапов. Каждый из них характеризуется появлением

богатого комплекса новых видов и сохранением значительного числа видов от предшествующей эпохи. Новый элемент флоры, как правило, находится в расцвете, количественно доминирует, а старый, перешедший из состава древней флоры, показывает черты угасания.

2. За длительный промежуток времени, измеряемый многими миллионами лет, морские дальневосточные диатомовые сохранили многие черты сходства, отличаясь исключительным своеобразием видового состава. Наиболее ярко эта особенность выражена в нижне-, средне- и верхнеплиоценовых флорах, но она сохранилась и в четвертичной и современной флорах.

3. Начиная с миоцена, морские диатомовые водоросли получили исключительно высокое развитие, что говорит о неизменно благоприятной обстановке для их жизни. В третичное время это выразилось в образовании мощных диатомовых пород (диатомиты и опоки), в четвертичное и современное — в образовании донных осадков типа диатомовых илов. Указанный факт имеет принципиальное значение для успешного использования метода диатомового анализа при стратиграфическом и палеогеографическом изучении третичных и четвертичных отложений Дальнего Востока.

4. Для верхнемиоценовой, нижнеплиоценовой, среднеплиоценовой, верхнеплиоценовой и четвертичной морских флор выделены руководящие флористические комплексы диатомовых. Наиболее яркие границы флор существуют между верхнемиоценовой и плиоценовой флорами в целом, а также между плиоценовой и четвертичной.

5. Граница между третичной и четвертичной флорами вполне определенная; несмотря на наличие ряда верхнеплиоценовых элементов, сохранившихся еще во время накопления нижних горизонтов колонок донных отложений четвертичного периода в Беринговом и Охотском морях (IV и V горизонты), флора этих отложений в целом характеризуется комплексом видов четвертичного возраста.

6. Как миоценовая и плиоценовая морские флоры на Дальнем Востоке, так и четвертичная морская флора там неоднородна по своему возрастному составу. В ней очень ярко проявляются черты преемственности в виде наличия древних видов, сохранившихся без изменений или чаще с заметными морфологическими изменениями.

ЛИТЕРАТУРА

Безруков П. Л. (1955). О распространении и скорости накопления кремнистых осадков в Охотском море. ДАН СССР, *103*, 3. — Гапонов Е. А. (1927). Ископаемые диатомовые водоросли п-ва Камчатки. Мат. по геолог. и полезн. ископаем. Дальн. Вост., *40*. — Гершанович Д. Е. (1956). Кремнекислота, карбонат кальция и органический углерод в глубоководных отложениях Японского моря. Тр. Гос. океанограф. инст., *31(43)*. — Двали М. Ф. (1957). Геологическое строение Паланского района (западное побережье п-ва Камчатки). Сб. «Геология Камчатки». Тр. Всесоюзн. нефтян. н.-и. геол.-развед. инст., *102*. — Дьяков Б. Ф. (1957). Фациальный анализ третичных отложений и основные черты палеогеографии Тигильского района западной Камчатки. Сб. «Геология Камчатки». Тр. Всесоюзн. нефтян. н.-и. геол.-развед. инст., *102*. — Желубовский Ю. С. (1956). Объяснительная записка к государственной геологической карте масштаба 1 : 1 000 000, лист К-55, 1-55 (южная группа Курильских островов). — Жузе А. П. (1954). Сопоставление результатов диатомового анализа отложений Охотского и Берингова морей. ДАН СССР, *98*, 1. — Жузе А. П. (1957а). Диатомовые в поверхностном слое осадков Охотского моря. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, *22*. — Жузе А. П. (1957б). Диатомовые в донных осадках Берингова моря. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, *XIII*. — Жузе А. П. и Г. И. Семина. (1955). Общие закономерности в распределении диатомовых в планктоне Берингова моря и в поверхностных донных осадках. ДАН СССР, *100*, 3. — Забелина М. М. (1934). Диатомовые водоросли третичных отложений восточного побережья Камчатки. Тр. Нефтян. н.-и. геол.-развед. инст., сер. А, *48*. — Лисицын А. П. (1955). Распределение аутигенного кремнезема в донных отложениях западной части Берингова моря. ДАН СССР, *103*, 3. — Смехов Е. М.

(1937). Месторождение диатомитов на п-ве Шмидта. Тр. Нефтян. н.-и. геол.-развед. инст., сер. Б, *70*. — Смехов В. М. (1948). Третичные отложения Южного Сахалина. Изв. АН СССР, сер. геолог., 6. — Соловьев А. В. (1952). Процессы образования осадков в Японском море. Диссертация, фонды Геолог. инст. АН СССР. — Шешукова-Порецкая В. С. (1956). Об ископаемом роде *Rouxia* Brun et Heribaud (*Bacillariophyta*). Бот мат. Отд. споровых раст. БИН, *11*. — Brun J. et J. Tempére. (1889). Diatomees fossiles du Japon. Mém. Phys. Hist. Nat., Genéve, *30*. — Cupp E. (1943). Marine plankton diatoms of West coast of North America. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., *5*, 1. — Hanna G. D. (1919). Geological notes on the Pribilof Islands, Alaska, with an account of the Fossil Diatoms. The Amer. Journ. of Sci., *XLVIII*, 4 ser. — Hanna G. D. (1929). Fossil diatoms dredged from the Bering sea. Tr. San Diego Soc. Nat. Hist., *5*. — Hanna G. D. a. W. M. Grant. (1926). Miocene marine diatoms from Maria Madre Island, Mexico. Proc. Cal. Acad. Sci., ser. 4, *15*, 2. — Lohman K. in: Bramlette M. N. a. W. H. Bradley. (1942). Geology and biology of North Atlantic deep-sea cores. III part. *Diatomaceae*. U. S. Geol. Survey, Prof. Paper *196-B*. — Mann A. (1907). Report of the diatoms of the Albatross voyages in the Pacific Ocean 1888—1904. Contrib. U. S. Nat. Herbarium, *10*, 5. — Okuno H. (1952). Atlas of Fossil Diatoms from Japanese Diatomite Deposits. Bot. Inst. Kyoto Univ. — Pantocsek J. (1903—1905). Beiträge zur Kenntnis der fossilen Bacillariaceen Ungarns. 1—3. Pozsony. — Taliaferro N. L. (1933). The relation of volcanism to diatomaceous and associated siliceous sediments. Univ. of Cal. Publ. Bull. Geol. Sci., *23*, 1.

Институт океанологии
Академии наук СССР,
Москва.

THE MAIN PHASES IN THE DEVELOPMENT OF THE FLORA OF MARINE DIATOMS IN THE FAR EASTERN SEAS OF THE U. S. S. R. AT THE END OF THE TERTIARY, AND DURING THE QUATERNARY PERIOD

By A. P. Jousé

SUMMARY

Among the present-day marine diatoms inhabiting the seas of the Soviet Far East several Tertiary relic species have been discovered that had persisted since Miocene and Pliocene. This fact is the evidence of an uninterrupted succession of diatom floras that had been developing under relatively constant physico-geographical conditions.

Объяснение таблиц

Таблица II. Миоценовые морские диатомовые Дальнего Востока (Южный Сахалин, Анивский р-н).

Фиг. 1 — *Actinoptychus campanulifer* A. S. (увел. 225); фиг. 2 — *A. undulatus* f. *miocenica* Jousé (увел. 340); фиг. 3 и 4 — *Cosmiodiscus intersectus* (Brun) Jousé (увел. 250); фиг. 5 — *Melosira sulcata* (Ehr.) Kütz. (увел. 420); фиг 6 — *Arachnoidiscus ehrenbergii* Bail. (увел. 225); фиг. 7 — *Coscinodiscus temperei* Brun (увел. 340); фиг. 8— *Auliscus grunowii* Brun (увел. 250); фиг. 9 — *Coscinodiscus marginatus* (Ehr.) f. *fossilis* обращена полостью створки к глазу наблюдателя (увел. 250); фиг. 10 — *Cocconeis scutellum* Ehr. (увел. 420); фиг. 11 — *C. vitrea* Brun (увел. 340); фиг. 12 — *Melosira* cf. *sol* (Ehr.) Kütz. (увел. 250); фиг. 13 и 14 — *Stephanopyxis inermis* Jousé (увел. 250); фиг. 15 — *St. turris* var. *cylindrus* Grun. (увел. 340); фиг. 16 — *St. grunowii* Gr. et St. (увел. 225); фиг. 17 — *Rhizosolenia curvirostris* Jousé (увел. 420); фиг. 18 и 19 — *Coscinodiscus marginatus* Ehr. f. *fossilis*; фиг. 18 — вид сверху створки (увел. 250); фиг. 19 — деталь структуры ареол (увел. 560); фиг. 20 — *Chaetoceros cornigerum* Jousé (увел. 500); фиг. 21 и 22 — *Cymatosira belgica* Grun. (увел. 500); фиг. 21 — то же, вид со стороны створки; фиг. 22 — то же, вид со стороны пояска; фиг. 23 и 24 — *Rouxia peragallii* Brun et Herib. (увел. 500). (Фиг. 12—24 оригинальные рисунки).

Таблица II

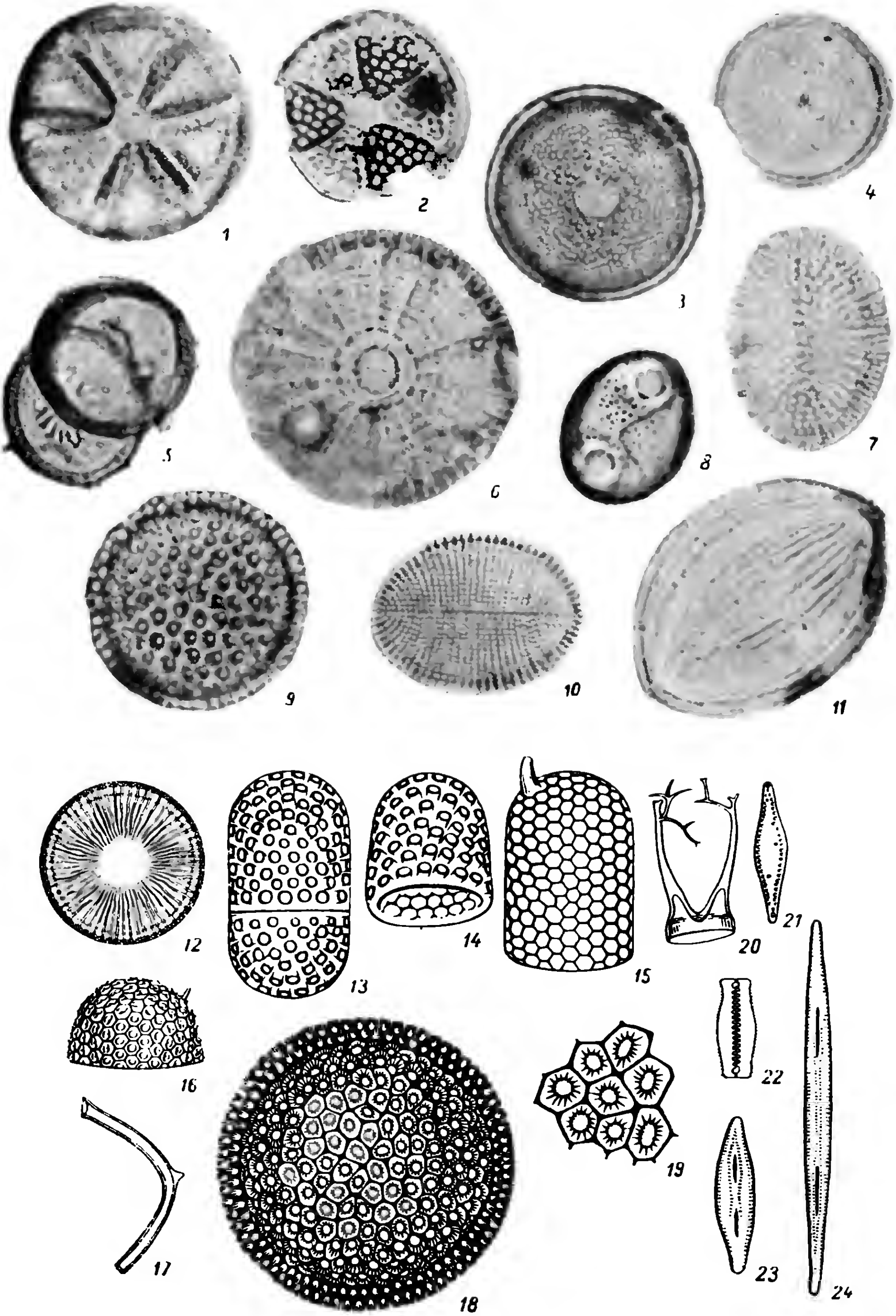
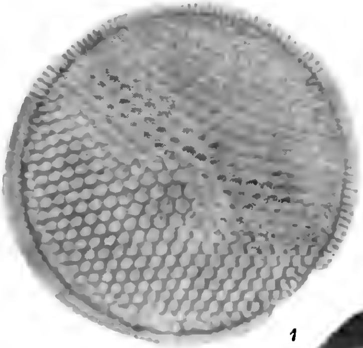
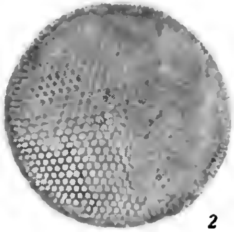
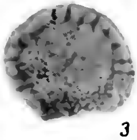


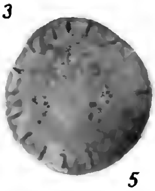
Таблица III

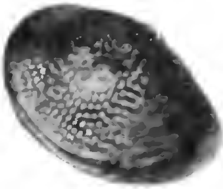

1

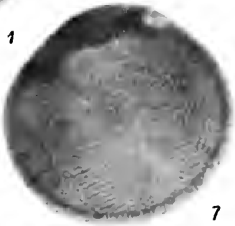

2

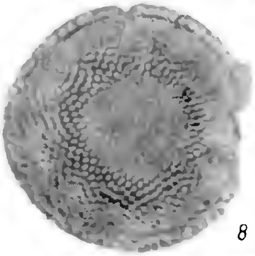

3

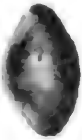
4

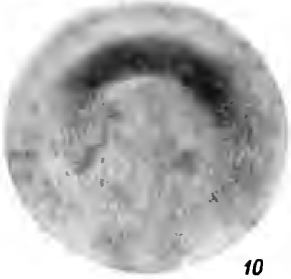

5

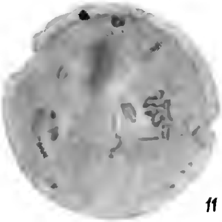

6

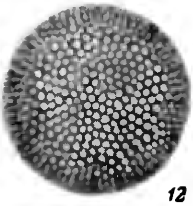

7

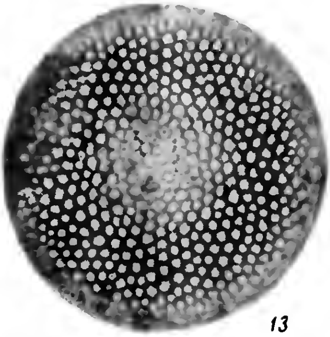

8

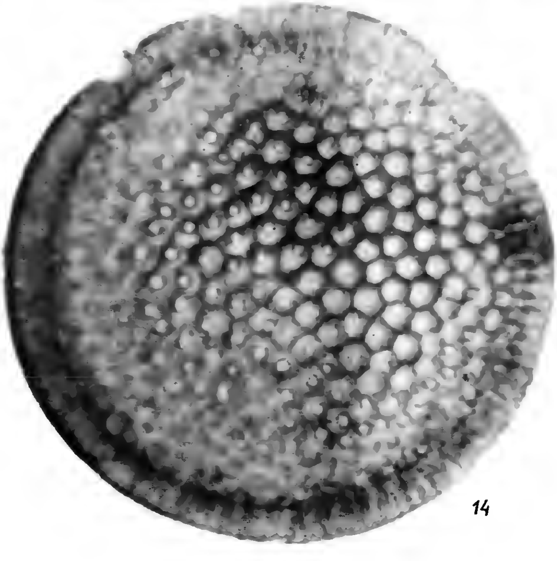

9


10


11


12


13


14

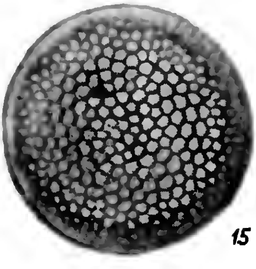
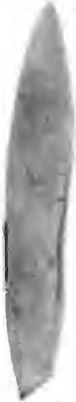
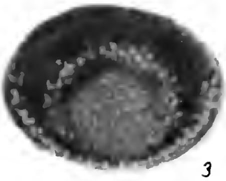
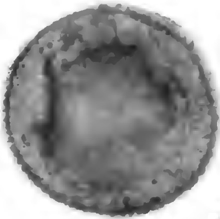

15

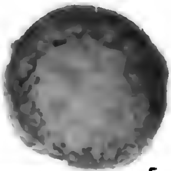
Таблица IV

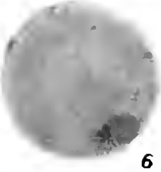

1

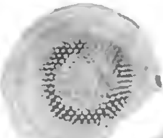
2

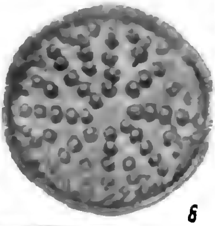

3

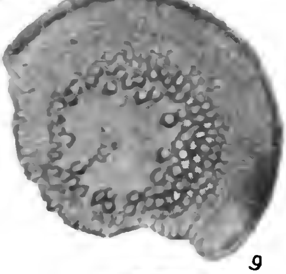

4

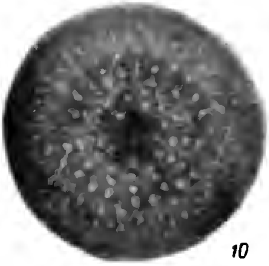

5

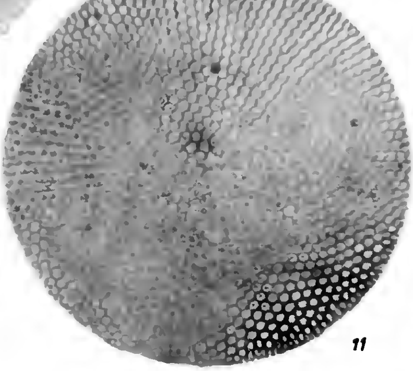

6

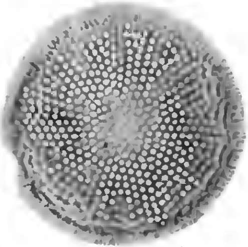

7

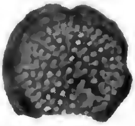

8

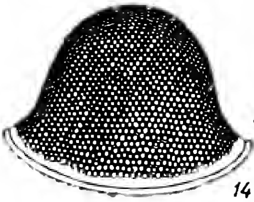

9

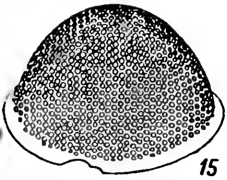

10

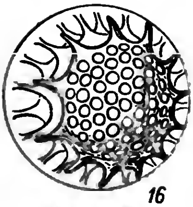

11

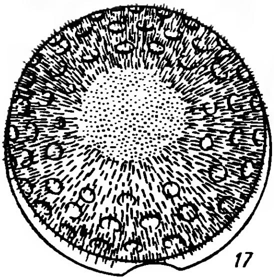

12

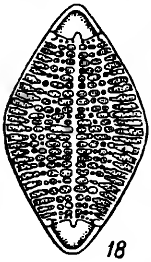

13

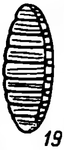

14

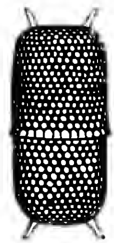

15

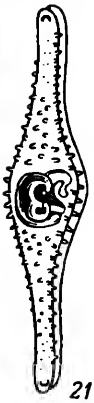

16


17


18


19


20


21

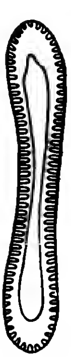

22

Таблица III. Предковые формы морских диатомовых Дальнего Востока.

Фиг. 1 — *Thalassiosira antiqua* A. Cl. (увел. 420); фиг. 2 — *Th. excentrica* (Ehr.) Cl. (увел. 340); фиг. 3 и 4 — *Th. nordenskiöldii* Cl. f. *fossilis* Jousé (увел. 250); фиг. 5 — *Th. nordenskiöldii* Cl. (увел. 250); фиг. 6 — *Th. gravida* Cl. f. *fossilis* Jousé (увел. 250); фиг. 7—9 — *Th. gravida* Cl.; фиг. 7 и 8 — то же, вид спор со стороны створки (увел. 340); фиг. 9 — то же, спора (увел. 225); фиг. 10 — *Porosira antiqua* Jousé (увел. 340); фиг. 11 — *P. glacialis* (Grun.) Jörg. (увел. 250): фиг. 12 и 13 — *Coscinodiscus marginatus* Ehr.; фиг. 12 — то же, вид в полость створки (увел. 225); фиг. 13 — то же, вид на створку сверху (увел. 340); фиг. 14 и 15 — *C. marginatus* Ehr. f. *fossilis* Jousé; фиг. 14 — то же, вид в полость створки (увел. 500); фиг. 15 — то же, вид на створку сверху (увел. 250). (Фиг. 1, 3, 4, 6, 10, 14 и 15 — Южный Сахалин ст. Лопатино; фиг. 2, 5, 7, 8, 9, 11, 12, 13 — донные отложения Охотского моря).

Таблица IV. Плиоценовые морские диатомовые Дальнего Востока.

Фиг. 1 — *Trachysphenia australis* Petit (увел. 340); фиг. 2 — *Synedra jouseana* Sheshukova (увел. 340); фиг. 3 — *Thalassiosira zabelinae* Jousé (увел. 250); фиг. 4 — *Th. haynaldiella* Jousé (увел. 250): фиг. 5 — *Th. punctata* Jousé (увел. 250); фиг. 6 и 7 — *Th. zabelinae* Jousé (увел. 250); фиг. 8 — *Coscinodiscus meditatus* Hanna (увел. 340); фиг. 9 — *Cosmiodiscus insignis* Jousé (увел. 250); фиг. 10 — *Coscinodiscus elegans* Grev. (увел. 340); фиг. 11 — *C. decoratus* Brun (увел. 250); фиг. 12 — *C.* cf. *crenulatus* Grun. (увел. 250); фиг. 13 — *C. elegans* Grev. (увел. 340); фиг. 14 и 15 — *Thalassiosira usaschevii* Jousé (увел. 225); фиг. 16 — *Th. indefinitus* Jousé (увел. 560); фиг. 17 — *Th. punctata* Jousé (увел. 340); фиг. 18 — *Xystotheca hustedtii* Hanna (увел. 225); фиг. 19 — *Denticula kamtschatica* Zabelina (увел. 506); фиг. 20 — *Stephanopyxis turris* Ralfs (увел. 280); фиг. 21 — *Rutilaria kerneri* Pant. (увел. 340); фиг. 22 — *Rhabdonema japonicum* Temp. et Brun (увел. 340). (Фиг. 1, 2, 5, 9, 10, 13, 17 — Северный Сахалин п-в Шмидта; фиг. 18 — западное побережье Камчатки; фиг. 3, 4, 6, 7, 8, 11, 12, 14, 15, 19, 21, 22 — Кроноцкий район восточной Камчатки; фиг. 16, 20 — о. Итуруп).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ю. Д. Сосков

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ДЛЯ БЫСТРОЙ СУШКИ В ПУТИ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ГЕРБАРИЯ

С 2 рисунками

В ботанических экспедициях со времени Баугина (Bauhinus) и Турнефора (Tournefort) и до настоящего времени при гербаризации значительное количество времени тратится на сушку растений. Сушка растений происходит в основном за счет впитывания их влаги прокладками из гигроскопического материала, которым могут быть газетная и промокательная бумага, сукно, матрасики из ваты и т. д. Отсыревшие прокладки время от времени заменяются сухими. Безусловно, что сокращение затрат времени на эту техническую операцию при гербаризации имеет большое значение.

Более полустолетия назад русский ботаник Д. И. Литвинов (1901), имевший большой опыт в сушке растений, писал, что самым идеальным прибором для засушивания был бы тот, в котором растения, находясь все время под прессом, в то же время были бы разделены одно от другого небольшими промежутками, куда легко мог бы проникать воздух. Он предлагал укладывать растения между металлическими жесткими крупноячеистыми сетками, обтянутыми с обеих сторон частой тонкой металлической сеточкой с редкой шерстяной материей, и сквозь такой пакет с растениями устроить постоянную тягу сухого и нагретого воздуха. В 1910 г. Коллинз (Collins, 1910) опубликовал новый способ сушки растений, основанный на этом принципе с применением односторонних гофрированных картонных прокладок. Николс и Ст.-Джон (Nichols a. St.-John, 1918) использовали уже двусторонние гофрированные картонные прокладки. Стивенс (Stevens, 1926) предложил гофрированные прокладки из алюминия. При использовании этого способа сушки растений для гербария необходимы искусственные источники тепла (тлеющие угли, керосиновые фонари, керогазы, электрические печки или лампочки и т. д.). Между заложенными в рубашки из гигроскопической бумаги растениями кладутся, помимо обычных прокладок, гофрированные. Бороздки гофрированных прокладок обеспечивают близкий контакт, сравнительно на большой площади, нагретого сухого воздуха с обычными тонкими гигроскопическими прокладками, которые в свою очередь соприкасаются с гербарными рубашками. Для усиления тока нагретого воздуха через стоящие на ребре перевязанные пакеты с растениями, они вместе с нагревательными приборами плотно укутываются с четырех сторон брезентом. Гофрированные прокладки вскоре получили широкое распространение для сушки гербарных образцов во влажных тропиках. Люнделл (Lundell, 1946) получил хорошие результаты при сушке растений, используя в качестве нагревательного прибора удобные в полевых условиях обыкновенные керосиновые фонари. В условиях влажных тропиков он высушивал растения за одни сутки.

В последние годы, в связи с развитием автомобильной промышленности и наличием хорошей сети шоссейных и грунтовых дорог как в равнинных, так и в горных районах нашей страны, ботанические экспедиции стали использовать грузовые автомобили с переоборудованным кузовом. При переездах на автомобиле с одного места на другое завязанные гербарные сетки (ботанические прессы) с сырыми, заложенными для сушки растениями обычно находятся на дне кузова автомобиля. Реже удается 2—3 пары гербарных сеток приставить к бортам кузова, чтобы их продувало ветром во время езды. В 1952 г. в период экспедиции Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР) на Кавказ (начальник экспедиции А. И. Шретер) гербарные сетки с растениями во время езды привязывались на крыше кузова автомобиля, в результате чего улучшалось качество высушенных растений и сокращалось время их сушки. К недостаткам этого способа следует отнести следующие его особенности: одна сторона гербарной сетки не обдувается ветром; на крыше кузова помещается мало гербарных сеток; крепление сеток неудобное и отрывает много времени. В 1956—1957 гг. в экспедициях Южноказахстанской зональной опытной станции ВИЛАР (начальник Ю. Д. Сосков) в западной части Средней Азии и южного Казахстана использовалось специальное приспособление для укрепления гербарных сеток в плоскостях, параллельных боковому борту кузова автомобиля, названное нами

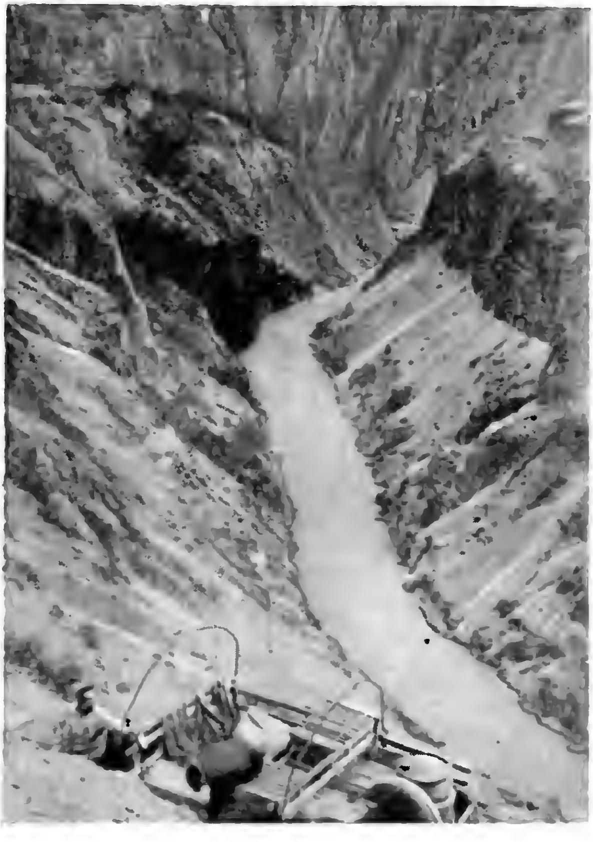


Рис. 1. Открытый кузов экспедиционного автомобиля Среднеазиатской экспедиции Южноказахстанской зональной опытной станции ВИЛАРа с установленной на нем гербарной рамой. (Каньон на р. Зеравшан, Верхний Зеравшан близ кишлака Вешаб, август 1957 г.).

гербарной рамой. Общий вид гербарной рамы, использовавшейся в летний полевой сезон 1957 г., приведен на рис. 1, а ее чертеж на рис. 2.

Эта гербарная рама изготовлена из лиственницы, весит 12 кг, рассчитана на 20 пар гербарных сеток. Состоит она из 2 пар продольных одинаковых брусков сечением 6×3.5 см; длина их на 12 см шире кузова автомобиля. Бруски скреплены 5 вертикальными распорными стоечками, размером 11×2×2 см каждая: две из них расположены на концах продольных брусков. Кроме того, каждая пара продольных брусков в 6 см от концов крепится 4 болтами к 2 вертикальным брускам, размером 50×6×4 см, нижние выступающие концы которых служат ножками гербарной рамы и обеспечивают ее устойчивость на решетке кузова во время движения автомобиля. Скрепленные таким образом обе пары продольных брусков крепятся между собой 4 поперечными брусками, размером 64×6×3 см. Во избежание перекоса гербарной рамы на ее концах ставятся 2 распорки, каждая из них состоит из 2 крест-накрест расположенных реек, сечением 4×2 см (рис. 2, *в*). Рама крепится за выступающие концы нижних продольных брусков к верхней рейке решетки кузова автомобиля при помощи зэтообразных металлических полос толщиной в 3 мм с хомутиками или просто тонкой веревкой. Во избежание скольжения гербарной рамы вперед или назад во время движения автомобиля на рейку решетки кузова снаружи от продольных брусков набиваются продолговатые брусочки, размером 6×3.5×2.5 см.

При изготовлении гербарной рамы следует ориентироваться на внутренние размеры гербарных сеток (рис. 2, *г*). Гербарная сетка должна свободно помещаться и передвигаться между продольными брусками гербарной рамы, для чего необходимы зазоры между рамой и гербарной сеткой порядка 1 см. Соответственно этому требованию у нашей гербарной рамы расстояния между продольными брусками составляют 49 и 23 см, а внутренние размеры гербарной сетки 47×25 см.

Нами были приняты наиболее рациональные размеры гербарной сетки (47×33 см), которые обеспечивают получение гербарных листов стандартного размера (45×29 см),

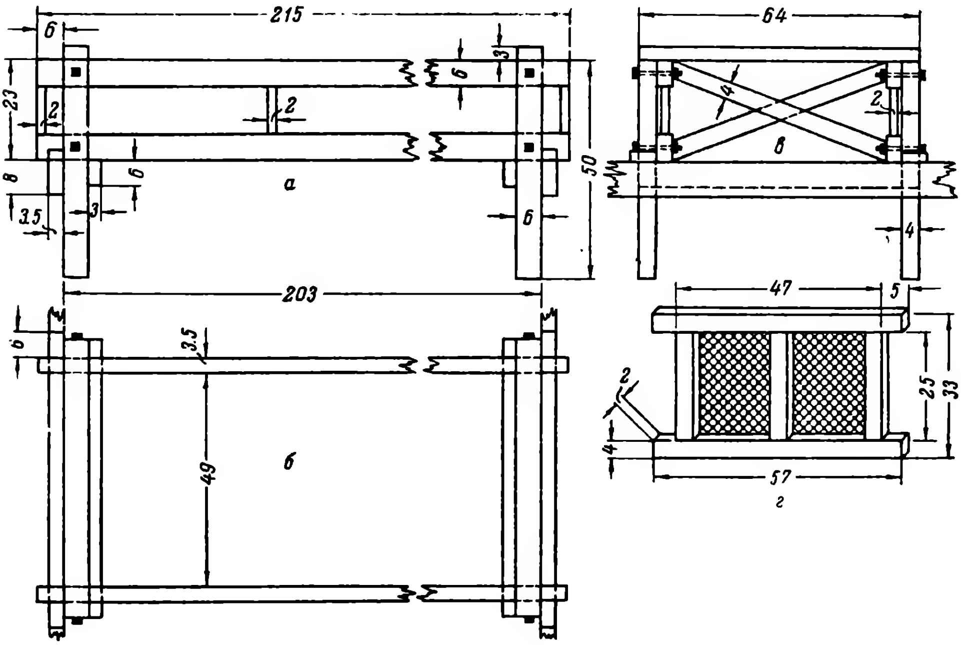


Рис. 2. Гербарная рама (*а*—*в*) и гербарная сетка (*г*). (Уменьш. 17).
а — вид спереди; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку.

принятого крупнейшими гербариями нашей страны. При изготовлении гербарных сеток нужно брать прочный сухой поделочный материал (береза, лиственница и т. д.). На гербарную рамку лучше всего натянуть плетеную сетку из проволоки диаметром 1.2 мм с размером ячеек 10—12 мм. Плетеная сетка обеспечивает зазоры в несколько миллиметров между сохнущим материалом и рейками гербарной сетки, что очень важно при использовании гербарной рамы. Вес одной гербарной сетки, изготовленной из лиственницы, составляет в среднем 1350 г. Фитильная тесьма, шпагат и другие материалы, обычно употребляющиеся для увязки гербарных сеток с растениями, были заменены кольцами из обыкновенной резиновой трубки сечением 10—12 мм, вследствие чего увязка пары гербарных сеток сократилась до 10—15 сек., и была достигнута равномерная сила сжатия гербарных образцов во время всей сушки. Концы резиновой трубки, 125—128 см длиной, связываются шпагатом; образовавшееся кольцо из трубки перевивается восьмеркой и складывается пополам, после чего оно надевается на один из концов гербарной сетки, на другой же конец надевается другое такое же кольцо из резиновой трубки. Кольца из резиновых трубок служат в течение одного-двух летних сезонов.

Гербарные сетки с растениями, затянутые резиновыми кольцами, делят поровну на 2 части. Каждую половину сеток размещают на одном из концов гербарной рамы, где они крепятся тесьмой. Один конец тесьмы постоянно привязан к одной из ножек гербарной рамы, другой охватывает поперек гербарные сетки и крепится узлом с петлей ко второй ножке. При такой увязке для того чтобы достать ту или другую гербарную сетку, требуется несколько секунд.

Гербарная рама дает возможность использовать гербарные сетки в большом количестве (20 пар) и сушить растения на ветру во время движения автомобиля, с учетом некоторых предложений Д. И. Литвинова (1901) и опыта Кавказской экспедиции ВИЛАРа в 1952 г. Опыт работы с гербарной рамой в течение 2 лет на равнине и в горах западной части Средней Азии показал, что если закладывать между двумя гербарными сетками по 5 растений в гербарных рубашках из промокательной бумаги, а между ними помещать прокладки из 2 газетных рубашек, то можно сушить растения вообще без замены сырых прокладок на сухие. В этом случае сушка заканчивается на второй день. Производительность гербарной рамы при полной загрузке 20 гербарных сеток — не менее 50 хорошего качества гербарных листов в день.

Описанная выше гербарная рама может быть использована не только на автомобилях, приспособленных для покрытия брезентом в случае выпадения осадков, но и на автомобилях с постоянным крытым кузовом. В этом случае на расстоянии 40 см от крыши кузова делается раздвижной потолок. В передней части образовавшегося «чердачка» с открытыми передней и задней стенками крепится гербарная рама. Гербарные сетки вставляются в гербарную раму снизу из машины через раздвижной потолок. Задняя часть «чердачка» используется для сушки в марлевых мешочках сырьевых образцов собираемых растений.

Время сушки растений в нашей гербарной раме можно значительно сократить, если в середину каждой пары гербарных сеток вкладывать хотя бы по 1—2 гофрированные прокладки.

При стационарных условиях работы в районах с повышенной влажностью воздуха гербарная рама (с более длинными ножками), при наличии 3—4 керосиновых фонарей и 80—100 гофрированных прокладок, может использоваться также для сушки растений по способу, предложенному Коллинзом (Collins, 1910).

Литература

Борисова А. Г. (1933). Заметка о сушке сочных растений. Сов. бот., 5. — Литвинов Д. И. (1901). Способ сушения растений в сукне. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., *II*. — Никифоров С. И. (1922). Как сушить растения для гербариев и других коллекций. — Ростовцев С. И. (1900). О некоторых способах сушки растений для гербария. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., *I* : 132. — Сюзев П. В. (1901). О некоторых способах сушки растений для гербария. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., *II* : 74. — Сюзев П. В. (1949). Гербарий. — Шишкин Б. К. (1941). Как составлять гербарий. — Collins F. J. (1910). The use of corrugated paper boards in drying plants. Rhodora, *12*. — Lawrence G. (1951). Taxonomy of vascular plants. — Lundell C. L. (1946). A useful method for drying plant specimens in the field. Wrightia, *I*, 2. — Nichols G. E. a. H. St.-John. (1918). Pressing plants with double-face corrugated paper boards. Rhodora, *20*. — Stevens F. L. (1926). Corrugated aluminium sheets for the botanist's press. Bot. Gaz., *82*.

Южноказахстанская зональная
опытная станция (совхоз Дармина)
Всесоюзного научно-исследовательского института
лекарственных и ароматических растений.

(Получено 19 III 1958).

Б. Т. Матиенко

ПРИМЕНЕНИЕ ИНФИЛЬТРАЦИИ ПРИ МИКРОСКОПИЧЕСКОМ ИЗУЧЕНИИ КЛЕТОК МЯКОТИ СОЧНЫХ ПЛОДОВ

При исследовании мякоти свежих сочных плодов особенно трудно изучать морфологию составляющих их тканей и клеток. В этом мы убедились при анатомо-морфологическом исследовании мякоти плодов тыквенных (*Cucurbitaceae*). Сказанное относится, в основном, к отдельным сортам дынь (*Cucumis melo*) и почти ко всем сортам столового арбуза (*Citrullus*). Приготовлению препаратов и их рассматриванию под микроскопом мешают следующие особенности этих объектов: 1) сочная, рыхлая ткань мякоти непригодна для приготовления срезов бритвой и тем более на микротоме; 2) величина клеток мякоти (в особенности у столового арбуза), средний размер которых равняется 500—600 μ, не позволяет приготовлять достаточно тонкие срезы, толщиной менее размеров их клеток, так как в этом случае разрушается содержимое и исключается возможность рассматривания целых клеток; 3) наличие крупных межклеточных пространств, которые при любой толщине срезов заполнены воздухом, обусловливает значительное затемнение поля зрения микроскопа. Из всех перечисленных помех наиболее часто нам создавало трудности в работе присутствие воздуха в сравнительно крупных межклетниках мякоти, вызывавшего появление темных пятен в участках, где расположены эти межклетники. Применение фиксированного материала вместо свежего тоже нецелесообразно, так как исключает возможность изучения нормального состояния содержимого клеток.

Первоначально мы пробовали удалять воздух из межклетников легким нагреванием предметного стекла с препаратом; однако таким путем полного исчезновения пузырьков воздуха мы никогда не могли добиться, а между тем при этом содержимое клеток сильно изменялось, главным образом из-за повреждения протоплазмы. Легкое надавливание на покровное стекло тоже ничего не давало, так как приводило лишь к уплощению и деформации клеток.

Исследование больших клеток мякоти плодов, и в особенности деталей строения их содержимого (конфигурация протопласта, расположение протоплазмы, ее постенного слоя, тяжей и т. д., клеточное ядро и хромопласты), с применением указанных приемов не приводило к хорошим результатам. Как известно, живые мацерированные клетки из мякоти зрелых плодов арбузов и дынь, расположенные возле семян, могут быть хорошо рассмотрены. Но клетки мякоти из других частей плода, в частности из участков, находящихся около брюшных проводящих пучков и ближе к коровой части плода, или клетки не вполне созревших плодов (даже расположенные у семян), где еще не произошла мацерация, нельзя хорошо изучить таким способом. Удовлетворительный результат в этих случаях дало применение способа инфильтрации тканей, предложенного В. Я. Александровым (1954). Инфильтрация устранила все недостатки, свойственные различным методам приготовления препаратов живых клеток мякоти плодов. Таким путем достигалось полное освобождение межклетников от воздуха путем замены его водой, что сообщало срезу полную прозрачность; вследствие этого даже сравнительно толстые срезы в 1.5—2 мм могли быть рассмотрены и изучены под микроскопом. Это позволило наблюдать целые, нормальные клетки мякоти и их содержимое.

Для того чтобы получить инфильтрированные препараты, мы приготовили с помощью обыкновенной бритвы срезы мякоти плодов толщиной от 700 μ до 2 мм (в зависимости от величины диаметра клеток) с таким расчетом, чтобы между верхним и нижним уровнем среза оказалось определенное количество неповрежденных бритвой клеток. Такие срезы, помещенные в стаканчик с водой, плавали на поверхности вследствие того, что в межклеточных пространствах находилось большое количество воздуха. Затем полученные срезы переводились внутрь цилиндра медицинского шприца емкостью в 10 мл, наполненного водой на $^2/_3$ его объема. Перемещением поршня удалялся весь воздух; при этом вода достигала верхнего уровня в цилиндре или немного выливалась через выступ, на который на шприц обычно одевается игла. Прижатием пальца мы закрывали отверстие шприца и начинали перемещать поршень в обратном направлении, создавая таким образом в верхней части цилиндра вакуум. В этот момент воздух из межклетников в срезах мякоти устремляется наружу, а его место занимает вода. Повторяя эту операцию несколько раз, нам удавалось относительно полно удалить воздух, заполнявший межклеточные пространства.

Перед тем, как рассматривать срезы под микроскопом, мы проверяли, насколько полно удален воздух из межклетников, не вынимая срезы из цилиндра шприца или стаканчика с водой. При полном замещении воздуха в межклетниках водой срезы падали на дно, а при частичном — устремлялись ко дну, но останавливались на определенном уровне.

После этого срезы помещались в каплю дистиллированной воды на предметное стекло, но не накрывались покровным стеклом, так как последнее, надавливая на срезы, часто деформирует клетки. Рассматривались такие срезы при объективах 8×, 20×, фокусное расстояние которых позволяет помещать на предметное стекло сравнительно толстые срезы.

При рассмотрении в микроскоп большинство клеток срезов, обработанных описанным способом, оказываются целыми, недеформированными; в клетках таких препаратов отчетливо видно содержимое: протоплазма, ядро и пластиды (хромопласты обычно встречаются в виде кристаллов). Очень хорошо заметно, что кристаллы ликопина расположены в тяжах протоплазмы или сосредоточены вокруг ядра, покрывая его почти целиком (Матиенко, 1957а, 1957б).

Наблюдаемая картина настолько рельефна, что при демонстрации студентам у них возникает объемное представление о клетке, которого они не получают при рассматривании обыкновенных срезов или плоскостных таблиц.

Литература

Александров В. Я. (1954). Упрощенный способ инфильтрации растительных тканей. Бот. журн., 3. — Матиенко Б. Т. (1957а). Об анатомо-морфологической природе цветка и плода тыквенных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, IV. — Матиенко Б. Т. (1957б). О хромопластах клеток мякоти плодов столового арбуза. В кн.: Сб. работ Конф. молодых ученых, Тирасполь, Пединститут.

Тираспольский
педагогический институт.

(Получено 20 I 1958).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Н. Л. Делоне

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ПРОХОЖДЕНИЯ ФАЗ ПРИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗЕ У *TRADESCANTIA PALUDOSA*

С 1 таблицей рисунков

Микроспоры *Tradescantia paludosa* E. Anders. et R. E. Woodson представляют собой очень удобный материал для исследования влияния различных химических и физических агентов на клеточное ядро. Этот объект имеет крупные хромосомы, развитие клеток внутри пыльника происходит относительно синхронно, отдельные фазы в развитии микроспор длятся довольно долго. Традесканция послужила объектом исследования многих зарубежных цитологов (Giles, 1954). Чтобы облегчить использование этого объекта нашим исследователям, мы приводим в настоящей работе ряд данных иностранных авторов, а также результаты собственных наблюдений над развитием микроспор традесканции.

Нами было изучено развитие мужского гаметофита у растений *Tradescantia paludosa* (клон Сакса № 5). Пыльники извлекались из бутонов на разных фазах развития и фиксировались в смеси 96° спирта с ледяной уксусной кислотой в отношении 3 : 1 в течение 10—15 минут. После промывания их в 70° спирте, изготовлялись временные давленные ацетокарминовые препараты. Препараты готовят следующим образом: пыльник слегка раздавливается в капле ацетокармина и подогревается до появления нескольких пузырьков воздуха под покровным стеклом. Затем препарат покрывается фильтровальной бумагой и слегка придавливается. Покровное стекло прикрепляется к предметному тонкой дорожкой парафина. Хранить препараты следует в холодильнике. Приготовленные таким образом препараты остаются пригодными для исследования в течение нескольких недель.

В шести пыльниках одного бутона фазы проходят относительно синхронно; в одном пыльнике при температуре 30±0.5° может наблюдаться отставание в развитии некоторых клеток на 12 часов (Koller, 1943; Bishop, 1950; Beatty a. Beatty, 1953; Giles, 1954). В наших условиях при температуре от 19 до 21° наблюдался разрыв в развитии некоторых клеток на 18—20 часов.

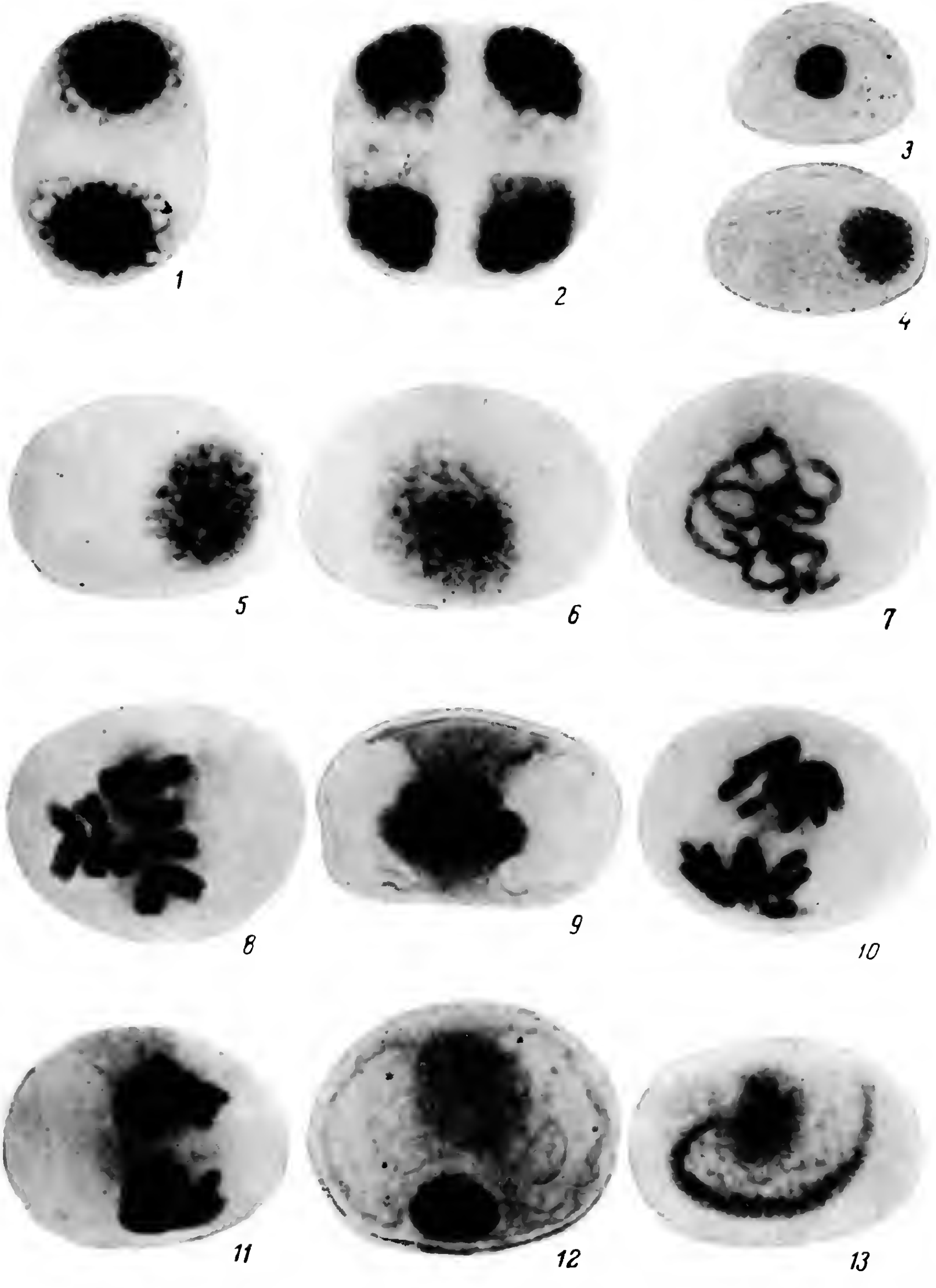
Еще в 1933 г. Сакс и Эдмондс (Sax a. Edmonds, 1933) отметили, что в летнее время продолжительность фаз развития гаметофита вдвое короче, чем зимой. Однако только в 1953 г. Битти и Битти (Beatty a. Beatty, 1953) измерили длительность каждой фазы митоза в микроспоре традесканции при определенной температуре 30±0.5°. Продолжительность различных фаз при развитии мужского гаметофита определена рядом авторов (Sax a. Edmonds, 1933; Sax, 1940; Sax a. Swanson, 1941; Steinitz, 1944; Bishop, 1950; Jost, 1950; Beatty a. Beatty, 1953). В табл. 1 приведены данные по продолжительности фаз мейоза и двух постмейотических митозов. Эта таблица сводная: ее общая схема взята из работы Сакса и Эдмондса (Sax a. Edmonds, 1933), данные по прохождению мейоза приведены из работы Штейница (Steinitz, 1944), сроки прохождения разных фаз деления микроспоры заимствованы из сообщения Битти и Битти (Beatty a. Beatty, 1953), а сроки прохождения разных фаз деления генеративного ядра вычислены по данным Бишопа (Bishop, 1950).

При температуре 30±0.5° весь цикл развития от образования материнской клетки пыльцы до образования спермиев длится немногим больше двух недель, при этом цикл деления микроспоры занимает неделю. По нашим данным, при температуре 19—21° цикл деления микроспоры проходит за 10 дней (табл. 2). Наши результаты получены при помощи маркировки бутонов одинаковой величины в ряде соцветий и ежедневного приготовления (по очереди) препаратов из этих бутонов. Оправдал себя также способ извлечения отдельных пыльников из одного бутона при помощи препаровальных игл. При достаточной влажности воздуха оставшиеся пыльники развиваются вполне нормально, и, таким образом, при меньшей затрате бутонов удается получить более точные данные, чем в первом случае.

ТАБЛИЦА 1

Продолжительность фаз деления при микроспорогенезе и развитии мужского гаметофита у *Tradescantia paludosa* при 30 ± 0.5° (по литературным данным)

Дни	Продолжительность фаз (в часах)	Состояние ядра	Этапы спорогенеза и развития мужского гаметофита	Состояние бутона
1	24.0	Интерфаза	Материнская клетка пыльцы	Пыльник белый
2	24.0			
3	24.0			
4	24.0			
5	14.8	Зиготена, пахитена		Пыльник бледно-желтый
	2.3	Диплотена		
	2.5	Метафаза I		
	0.6	Анафаза I		
	5.9	Интерфаза	Диада	
	3.0	Метафаза II		
6	1.1	Анафаза II		
	21.8	Интерфаза	Тетрада	
7	24.0	Интерфаза	Микроспора	Пыльник желтый
8	24.0			
9	24.0			
10	24.0			
11	24.0			
12	24.0	Очень ранняя профаза		Лепестки окрашены
12.5	4.43	Ранняя профаза		
	3.23	Средняя профаза		
	3.11	Поздняя профаза		
	0.50	Метафаза		
	0.50	Анафаза		
	0.23	Телофаза		
13.5	24.0	Интерфаза	Двуядерное пыльцевое зерно	
14.5	24.0			
15.5	24.0	Ранняя, средняя профаза	Пыльцевая трубка	
16.5	24.0	Поздняя профаза		
17.5	24.0	Метафаза		



Этапы микроспорогенеза и развития мужского гаметофита у *Tradescantia paludosa* E. Anders. et R. E. Woodson. (Увел. 1300).

Фиг. 1 — диада; фиг. 2 — тетрада; фиг 3—11 — одноядерная пыльца; фиг. 3, 4, 5 — интерфаза; фиг. 6, 7 — профаза; фиг. 8, 9 — метафаза; фиг. 10 — анафаза; фиг. 11 — телофаза; фиг. 12, 13 — двуядерная пыльца.

Результаты микроскопических наблюдений представлены на фиг. 1—13 (см. таблицу-вклейку).

При образовании диады хромосомы отходят к противоположным сторонам материнской клетки пыльцы и дочерние ядра формируются вблизи наружных клеточных стенок (фиг. 1). При втором делении дочерние ядра снова располагаются вблизи периферических стенок тетрады. Ядра тетрады занимают положение в центре клетки (фиг. 2). Затем микроспоры отделяются друг от друга и становятся независимыми клетками. Они имеют округлую форму, причем с одной стороны стенка клетки более плоская; в прошлом — это, несомненно, внутренняя стенка клетки в тетраде (фиг. 3). Цитоплазма становится сильно вакуолизированной. В профазе ядро занимает центральное место в клетке (фиг. 6. 7). В метафазе пластинка хромосом несколько смещена к плоской стенке микроспоры (фиг. 9). В процессе дальнейшего развития мужского гаметофита генеративное ядро располагается всегда у плоской стенки (фиг. 12).

ТАБЛИЦА 2

Продолжительность фаз в процессе деления микроспоры *Tradescantia paludosa* при температуре от 19 до +21°

Дни	Продолжительность фаз		Состояние ядра	Состояние бутона
	в часах	в минутах		
1	24		Интерфаза	Пыльник белый
2	24			
3	24			
4	24			
5	24			Пыльник лимонно-желтый
6	24			
7	24			
8	36		Ранняя профаза	
9	5		Средняя профаза	Пыльник оранжевый, лепестки белые
	4		Поздняя профаза	
		45	Метафаза	
		45	Анафаза	
		45	Телофаза	
10	24		Интерфаза пыльцевого зерна	Пыльник ярко-оранжевый, лепестки окрашены

Вегетативное ядро вскоре после его перехода в состояние покоя начинает сильно увеличиваться в размерах за счет кариолимфы и бледно окрашивается кармином. Генеративное ядро все время хорошо окрашивается; при превращении в серповидное тело оно занимает различное положение в клетке (фиг. 13).

Морфологию шести гигантских хромосом *Tradescantia paludosa* (2n=12) можно изучить в метафазе и анафазе деления микроспоры. Хромосомы различаются по величине; все они имеют субмедиальное прикрепление веретена, причем у трех хромосом центромера лежит несколько ближе к середине, чем у трех других. В давленном препарате из шести пыльников одного бутона обычно содержится до 1000 клеток, пригодных для изучения. В связи с тем, что клетки в одном пыльнике делятся не совсем синхронно, в одном препарате всегда будут клетки во всех фазах — от профазы микроспоры до интерфазы пыльцевого зерна. Нами были произведены подсчеты на ряде препаратов. Приведем несколько цифр. На одном препарате было сосчитано всего 8430 клеток, из них в состоянии профазы находилась 6121 клетка, в метафазе и анафазе 1007 клеток и в телофазе и более поздних фазах 1302 клетки. Таким образом, на одном препарате 72.6% клеток находилось в состоянии профазы, 15.5% в состоянии телофазы и двуядерной пыльцы и только 11.9% в состоянии метафазы и анафазы, т. е. в тех фазах, в которых можно наблюдать строение хромосом.

Крупные хромосомы в микроспорах *Tradescantia paludosa* представляют прекрасный объект для изучения действия излучений и других воздействий на клеточное ядро и потому исследование их в норме приобретает особый смысл.

В заключение выражаю благодарность проф. М. А. Пешкову за консультации по микрофотографии.

Литература

Beatty I. W. a. A. W. Beatty. (1953). Duration of the stages in microspore development and in the first microspore division of *Tradescantia paludosa*. Amer. Journ. Bot., *40*. — Bishop C. J. (1950). Differential x-ray sensitivity of *Tradescantia* chromosomes during the mitotic cycle. Genetics, *35*, 2. — Giles N. H. (1954). Radiation-induced chromosome aberrations in *Tradescantia*. Radiat. Biol., *1*, 2. — Jost H. T. (1950). The frequency of x-ray induced chromosome aberrations in *Tradescantia* as modified by near infrared radiation. Genetics, *36*. — Koller P. S. (1943). The effects of radiation on pollen grain development, differentiation and germination. Proc. Roy. Soc. Edinb., *61*. — Sax K. (1940). An analysis of x-ray-induced chromosomal aberrations in *Tradescantia*. Genetics, *25*. — Sax K. a. H. W. Edmonds. (1933). Development of the male gametophyte in *Tradescantia*. Bot. Gaz., *95*. — Sax K. a. C. P. Swanson. (1941). Differential sensitivity of cells to x-rays. Amer. Journ. Bot., *28*. — Steinitz L. M. (1944). The effect of lack of oxygen on meiosis in *Tradescantia*. Amer. Journ. Bot., *31*.

Институт биофизики
Академии наук СССР,
Лаборатория радиогенетики,
Москва.

(Получено 9 VIII 1957).

Ю. В. Тесленко

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ МИОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО ПРИАЗОВЬЯ

С 2 таблицами рисунков

Верхнетретичные континентальные отложения в северном Приазовье привлекают все большее внимание геологов в связи с поиском ряда полезных ископаемых. В расшифровке генезиса и определении возраста этих отложений значительную роль играют отпечатки встречающихся в них листьев растений. В связи с этим было предпринято изучение как новых местонахождений ископаемой флоры в северном Приазовье, так и широко известных местонахождений г. Амвросиевки и с. Александровки. Последние представляют интерес с точки зрения условий их залегания и взаимоотношений горизонтов с растительными остатками с выше- и нижележащими породами. Такие сведения предыдущими исследователями (Криштофович, 1931; Криштофович и Байковская, 1951; Пименова, 1954) не приводились, а они необходимы для палеогеографических выводов и установления возраста целого ряда местонахождений флоры в Приазовье.

В результате геологических исследований, ведущихся на юге Украины, были добыты новые палеоботанические материалы, расширяющие наши сведения о миоценовых флорах юга европейской части СССР.

В 20 км к юго-западу от Амвросиевки, в верховьях р. Грузской Еланчик, третичная песчано-глинистая толща выполняет западную часть Амвросиевско-Успенской тектонической депрессии, ограниченную восточными выходами Азовского кристаллического массива. Здесь у разъезда Колоски скважинами Украинского геологического управления вскрыты линзы глин с большим количеством отпечатков листьев.

В отобранной из керна коллекции установлены следующие формы: *Osmunda heeri* Gaud., *Equisetum* sp., *Pinus* sp. (табл. I, *1* и *3*), *Arundo goepperti* (Muenst.) Hr. (табл. I, *2*), *Paacites* cf. *angustus* Hr., *Populus* cf. *latior* A. Br., *Myrica pančičii* Pilar (?), *Myrica* sp., *Pterocarya castaneaefolia* (Goepp.) Schl., *Juglans acuminata* A. Br., *Carya bilinica* (Ung.) Ett., *Carpinus grandis* Ung. (табл. II, *4*), *Fagus orientalis* Lipsky (табл. II, *1*), *Castanea atavia* Ung., *Quercus castaneaefolia* C. A. M. (табл. II, *2* и *3*), *Quercus pseudocastanea* Goepp., *Quercus* sp., *Zelkova ungeri* Kov. (табл. I, *7*). *Spiraea sarmatica* Pimen., *Acer subcampestre* Goepp., *Alangium aequalifolium* (Goepp.) Krysht. et Borsuk.[1]

Отпечатки обычно принадлежат целым, хорошо расправленным листьям. Однако встречаются отдельные штуфы с отпечатками разорванных или свернутых листьев, а также обрывков листвы, веточек, корней. Большинство отпечатков покрыто быстро разрушающейся на воздухе углистой пленкой. Некоторые же отпечатки пленки не имеют, в таком случае их желтовато-коричневая окраска живо напоминает образцы из Амвросиевки.

---

[1] Коллекция хранится на Кафедре палеонтологии Харьковского государственного университета им. А. М. Горького.

До 80% отпечатков принадлежат листьям *Fagus orientalis* Lipsky, весьма разнообразным как по величине, так и по форме листовой пластины и края листа. Отпечатки листьев других растений встречаются единично.

Привлекает внимание присутствие нескольких, прекрасно сохранившихся отпечатков хвои сосны. А. Н. Криштофович и Т. Н. Байковская (1951), Н. В. Пименова (1954), В. В. Богачев (1955) и ряд других авторов указывают на полное отсутствие во флоре Амвросиевки представителей хвойных. Между тем, Байковской в глинах Амвросиевки была обнаружена в больших количествах пыльца хвойных. Находки отпечатков хвои ископаемых сосен в миоценовых глинах Александровки и верховий р. Грузской Еланчик свидетельствуют о наличии сосны в составе миоценовой флоры в районе северного Приазовья. Однако хвойные леса безусловно играли здесь подчиненную роль. Отсутствие отпечатков хвойных в Амвросиевке отнюдь не исключает возможности их произрастания в самых ближайших окрестностях, что и подтверждается находкой ископаемой *Pinus* в верховьях Грузского Еланчика. Исходя из этого, легко объяснить кажущееся противоречие между отсутствием отпечатков хвойных и значительным количеством их пыльцы в Амвросиевке. Пыльца сосны, хорошо переносимая ветром, приносилась из прилегающих к Амвросиевскому водоему местностей и захоронялась в нем.

Определенный интерес вызывает имеющийся отпечаток сегмента *Osmunda heeri* Gaud. Этот папоротник, по данным Я. М. Коваля (1955), был в массовом количестве развит в предсарматской флоре Старого Крыма (г. Жданов).

Общий состав и характер миоценовой флоры разъезда Колоски не вызывает сомнений в единстве этого флористического комплекса с ископаемой флорой Амвросиевки. Все двудольные растения, представители которых отмечены в верховьях Грузского Еланчика, описаны из Амвросиевки. В обоих местонахождениях бук дает преобладающее количество отпечатков. Несколько отличает флору разъезда Колоски от флор Амвросиевки и Александровки отсутствие листьев вечнозеленых растений. Это обстоятельство на первый взгляд могло бы послужить основанием для предположения о более молодом ее возрасте. Однако приуроченность рассматриваемого местонахождения к тому же стратиграфическому горизонту, что и флора Амвросиевки, опровергает такую мысль. Отсутствие здесь вечнозеленых, по всей вероятности, следует объяснить неполнотой кернового материала.

Пески и глины с растительными остатками в верховьях Грузского Еланчика залегают на размытой поверхности пород киевского яруса и кроются красно-бурыми глинами. К югу изучаемая толща погружается под темные глины нижнесарматского облика.

Большой интерес вызывает флора окрестностей г. Жданова. Первое сообщение о ней было опубликовано Я. М. Ковалем (1955), который во вскрышных породах графитового карьера пос. Старый Крым описал 30 форм растений, по-видимому, одновозрастных с флорой Амвросиевки. Нами обнаружено еще одно местонахождение миоценовой флоры, расположенное в верховьях балки Безымянной, впадающей в долину р. Кальчик на северо-западной окраине г. Жданова. Балкой вскрыт небольшой эрозионный желоб, вымытый в кристаллических породах докембрия и выполненный среднезернистыми кварцевыми песками с прослоями галечника и гравия, с обломками гранитов и гнейсов, с маломощными линзами глин. В глинах при раскалывании их по плоскостям напластования обнаруживаются отпечатки листьев или растительного детрита. Никаких других органических остатков в них нет.

Отпечатки окрашены обычно в желтые и красные тона, реже встречаются отпечатки черного цвета, приобретшие эту окраску благодаря присутствию соединений марганца.

Изучение собранного палеофитологического материала дало возможность определить следующие растения: *Osmunda heeri* Gaud. (табл. I, *4* и *5*), *Phragmites oeningensis* A. Br., *Poacites* cf. *angustus* Hr., *Populus* sp., *Myrica undulata* Pimen. (табл. I, *6*), *Juglans acuminata* A. Br., *Carya bilinica* Ung., *Carpinus grandis* Ung., *Ostrya* sp., *Betula prisca* Ett., *Fagus orientalis* Lipsky, *Castanea atavia* Ung., *Ulmus carpinoides* Ung., *Zelkova ungeri* Kov., *Ficus* sp., *Laurus primigenia* Ung., *Amelanchier vulgaris* Mönch, *Leguminosites* sp., *Rhus quercifolia* Goepp., *Celastrus suchovii* Jakub., *Acer laetum* C. A. M. (*pliocenicum* Sap. et Mar.), *A. polymorphum* Sieb. et Zucc. (*miocenicum* Menz.).

Как и во флоре пос. Старый Крым (Коваль, 1955), преобладающее количество отпечатков принадлежит листьям бука и сегментам *Osmunda heeri* Gaud. Несколько уступают им в количественном отношении отпечатки *Zelkova ungeri* Kov. Отпечатки листьев других видов растений встречаются редко и отличаются худшей сохранностью.

При сопоставлении рассматриваемого местонахождения с местонахождением ископаемой флоры графитового карьера пос. Старый Крым совершенно очевидна общность их флористического комплекса и генезиса песчано-глинистых отложений, заключающих растительные остатки. Флористические комплексы балки Безымянной и пос. Старый Крым дополняют друг друга и дают более или менее ясное представление о составе флоры окрестностей г. Жданова в миоценовое время. Согласно данным Я. М. Коваля по флоре графитового карьера Старого Крыма и нашим определениям ископаемых растений балки Безымянной, здесь произрастали: *Osmunda heeri* Gaud., *Pinus* sp., *Poacites* cf. *angustus* Hr., *Poacites* cf. *rigidus* Hr., *Poacites* cf. *laevis* Hr., *Panicum* cf. *macellum* Hr., *Cyperites* cf. *deucalionis* Hr., *Carex* cf. *scheuchzeri* Hr., *Populus* sp., *Myrica undulata* Pimen., *Pterocarya castaneaefolia* (Goepp.) Menz. (?), *Juglans acuminata* A. Br., *Carya bilinica* Ung., *Carpinus grandis* Ung., *Alnus nostrata* Ung. (?), *Ostrya* sp., *Betula brongniartii* Ett., *B. prisca* Ett., *Fagus orientalis* Lipsky, *Castanea atavia* Ung., *Quercus charpentieri* Hr. (?), *Quercus* cf. *alexeevii* Pojark., *Q. neriifolia* A. Br., *Quercus* sp., *Ulmus carpinoides* Ung., *Ulmus* sp., *Zelkova ungeri* Kov., *Ficus* sp., *Laurus primigenia* Ung., *Laurus* sp., *Amelanchier vulgaris* Mönch, *Leguminosites* sp., *Rhus quercifolia* Goepp., *Celastrus suchovii* Jakub., *Acer laetum* C. A. M. (*pliocenicum* Sap. et Mar.), *A. polymorphum* Sieb. et Zucc. (*miocenicum* Menz.), *Paliurus* sp. (?), *Robinia regeli* Hr., *Fraxinus scheuchzeri* Hr., *Cercidiphyllum crenatum* (Hr.) Nath., *Vaccinium* cf. *acheronticum* Hr.

Изученная флора окрестностей г. Жданова обнаруживает наибольшее сходство с ископаемыми флорами Амвросиевки и Александровки. Помимо общности облика флористического комплекса это сходство подчеркивается и общностью многих видов. Так, из 33 форм двудольных, определенных из окрестностей г. Жданова, 22 известны из Амвросиевки, из 7 форм однодольных 4 отмечены в Александровке. В составе ждановской флоры основным лесообразующим компонентом был бук, но в ней совсем не заметна роль дубов и каштана, в то время, как в Амвросиевке дубы и каштаны довольно многочисленны, а в Александровке каштан преобладал.

Отличает миоценовую флору окрестностей г. Жданова от флоры Амвросиевки значительное количество папоротника *Osmunda heeri* Gaud. В Амвросиевке папоротники вообще не известны, а в Александровке, помимо водяного папоротника *Salvinia*, отмечена находка лишь одного неполного отпечатка *Pteris* sp., напоминающего *Pteris oeningensis* (Криштофович, 1931). Как уже указывалось, отпечаток *O. heeri* Gaud., определен и в миоценовой флоре р. Грузской Еланчик. Эта флора, чрезвычайно близкая по своему составу к флоре Амвросиевки, также во многом сходна и с ископаемой флорой окрестностей г. Жданова, в частности присутствием в ней *O. heeri* Gaud. Несмотря на определенные различия, связанные с несколько иными условиями произрастания, ископаемую флору окрестностей г. Жданова следует считать одновозрастной с флорой Амвросиевки, Александровки и верховьев р. Грузской Еланчик.

По вопросу об условиях седиментации миоценовой песчано-глинистой толщи с растительными остатками в районе Амвросиевки и Александровки имеется ряд мнений. Еще А. Н. Криштофович (1914, 1916) при изучении отпечатков листьев в глинах с. Александровки предположил, что они отлагались в спокойной лагуне, связанной с морским бассейном. П. В. Пименова (1939, 1954) считала, что глины Амвросиевки отлагались в условиях береговых озер или лагун регрессирующего моря, впоследствии перекрытых дюнными песками. Существует и другая точка зрения. Так, Б. Ф. Мефферт (1923) допускал, что в формировании миоценовых отложений Амвросиевки определенная роль принадлежала рекам. В. В. Богачев (1911; Богачев и Шишкина, 1919) высказал мысль о том, что глины Александровки и Амвросиевки являются лиманными или лагунными отложениями начинающейся трансгрессии (ингрессии).

В ходе геологических исследований выяснено, что пески и глины с отпечатками листьев в Амвросиевке, в верховьях Грузского Еланчика и в Александровке залегают между меловыми мергелями или глауконитовыми песчанистыми глинами палеогена внизу и глинами нижнего сармата наверху. Как известно из геологической истории Амвросиевского района и прилегающих к нему с юга местностей, в отрезок времени от конца палеогена до нижнего сармата данная территория не захватывалась трансгрессиями морских вод.

Поэтому генезис рассматриваемой толщи является континентальным. Пески и глины в Александровке и Амвросиевке вложены в эрозионные желоба, вымытые в палеогеновых и меловых породах, они имеют линейное распространение и протягиваются в общем с северо-запада на юго-восток. Эти данные позволяют полагать, что здесь мы имеем дело с остатками гидрографической сети, выработанной на континенте в досарматское время.

Прекрасная сохранность отпечатков в местонахождениях Амвросиевки, верховьев Грузского Еланчика и Александровки свидетельствует о захоронении листового материала в непосредственной близости от места произрастания растений. Такими местами служили лиманы и старицы рек. В окрестностях г. Жданова местонахождения ископаемой флоры, по-видимому, также образовались в долине незначительной реки. Глинистые частицы отлагались здесь в небольших озерцах старичного типа. Сюда же приносился и листовой материал, претерпевавший довольно продолжительную транспортировку, о чем свидетельствует большое количество отпечатков растительного детрита и разорванных листьев.

По вопросу о возрасте миоценовых флор северного Приазовья у исследователей отсутствует единое мнение. Это объясняется тем, что в отложениях с растительными остатками нет раковин моллюсков. Указание А. Н. Криштофовича (1914) о совместном захоронении листьев с нижнесарматскими моллюсками в Александровке не подтверждается.

Для определения возраста миоценовых флор северного Приазовья можно идти двумя путями: либо путем сопоставления их флористического комплекса с другими близкими по составу миоценовыми флорами, точно датированными фауной, либо, основываясь на данных геологического строения района, искать переход отложений с растительными остатками в соответствующие им морские осадки с фауной. В своих исследованиях мы пошли вторым путем, как могущим обеспечить наибольшую вероятность и точность определения возраста песков и глин, заключающих отпечатки листьев.

Установлено, что континентальные миоценовые пески и глины несколько южнее широты Амвросиевки погружаются под нижнесарматские отложения, охарактеризованные соответствующей фауной. Таким образом, можно говорить о досарматском возрасте ископаемых флор Амвросиевки и Александровки.

Расположение миоценовых желобов размыва в Амвросиевке, Александровке и других пунктах указывает на направление речного стока с континента на юго-восток, в сторону Танаисского залива. В связи с этим, к востоку от бассейна рек Крынки и Миуса на территории названного залива были предприняты исследования с целью обнаружения морских отложений, одновозрастных с континентальными отложениями Александровки и Амвросиевки. Предполагалось, что они должны занимать место в разрезе между глауконитовыми породами палеогена внизу и нижнесарматскими глинами вверху. Поскольку береговая линия, по всей вероятности, проходила недалеко, можно было ожидать, что листовой материал, выносимый реками, захоронялся в прибрежном мелководье. Ставилась задача найти отложения с совместным захоронением флоры и морской фауны, отражающие переход континентальных фаций в морские. Именно такой точкой, разрешающей вопрос о возрасте миоценовых флор восточной части северного Приазовья, является местонахождение флоры и фауны в с. Платово-Ивановка на р. Крепкой, расположенное примерно в 45 км к востоку от Александровки.

Здесь на правом берегу р. Крепкой обнажается сильно ожелезненный разнозернистый песчаник, несогласно залегающий на породах палеогена и перекрывающийся темными глинами с фауной нижнего сармата. В отдельных местах песчаник переполнен раковинами моллюсков. Их изучение было предпринято В. В. Богачевым (1911) и М. С. Зиновьевым (1957). Ими определен следующий комплекс ископаемых моллюсков: Spaniodontella sp., Abra sp., Donax dentiger Eichw., Mactra eichwaldi Lask. var. buglovensis Lask., M. basteroti Mayer, Ervilia trigonula Sok., Cardium vindobonense (Partsch.) Lask., C. cf. arcella (Duj) Bog., C. scylothicum Sok., Venus fasciculata Reuss., Tapes vitalianus d'Orb., T. secundus Bog., Anodara turonica Duj, Chlamys cf. flavus Dub., Modiolus incrassatus buglovensis Lask., Turritella atamanica Bog., Cerithium procrenatum Sacco, Bittium sp. (?), Acteocina lajonkaireana Bast. Анализируя состав фауны, М. С. Зиновьев приходит к выводу о верхнеконкском возрасте вмещающих пород.

В этих же песчаниках изредка встречаются отпечатки обрывков листьев, с трудом поддающихся определению. Из имеющихся в нашей коллекции образцов удалось достоверно определить *Zelkova ungeri* Kov. и *Rhus quercifolia* Goepp. Систематическая принадлежность еще одного отпечатка определяется как *Fagaceae* gen. sp.

Описываемые песчаники только и могут быть морскими аналогами амвросиевских и александровских глин с растительными остатками, так-как нигде в этом районе, ни в нижележащих, ни в вышележащих породах, отпечатки листьев найдены не были. Они строго приурочены к отложениям, залегающим между осадками мела или палеогена внизу и глинами нижнего сармата вверху. Такое же положение в разрезе занимают и флороносные песчаники с. Платово-Ивановка. Поэтому флоры Амвросиевки, Александровки и Платово-Ивановки следует считать одновозрастными, а именно верхнеконкскими. Такой же возраст мы принимаем и для флор ст. Колоски (р. Грузской Еланчик) и окрестностей г. Жданова, ввиду их несомненной близости к флоре Амвросиевки.

Если в восточной части северного Приазовья встречены миоценовые флоры верхнеконкского возраста, то на западе исследуемой территории, в бассейне Днепра, известны ископаемые флоры нижнего сармата. Это — флора г. Орехова, изученная А. Н. Криштофовичем (1914), а также новое местонахождение нижнесарматской флоры в окрестностях г. Запорожья. За последние годы рядом геологов — Г. И. Молявко, М. С. Зиновьевым, В. Е. Канским — в нескольких пунктах, расположенных вблизи г. Запорожья, были найдены отпечатки листьев. Находки приурочены к темным глинам, лежащим на глауконитовых породах харьковского яруса. Поскольку все они относятся к одному и тому же горизонту, мы не будем рассматривать условия залегания слоев с растительными остатками в каждом отдельном случае, а познакомимся с более крупным и характерным местонахождением этого района в с. Балабино. Здесь, примерно в 6 км к юго-востоку от г. Запорожья, на левом берегу Днепра обнажаются почти черные глины, залегающие на породах харьковского яруса. В глинах встречается редкая фауна нижнего сармата. Глины кроются песками, охарактеризованными нижнесарматскими моллюсками. В самом верхнем горизонте пласта глин в изобилии встречаются куски обугленной древесины, фоссилизированных веточек, отпечатки обрывков, реже целых листьев. В собранной коллекции определены следующие виды: *Phragmites oeningensis* Hr., *Typha latissima* A. Br., *Magnolia attenuata* Web (табл. II, *6*), *Acer trilobatum* A. Br., *A. bruckmannii* A. Br (?), *Acer* sp. (крылатка), *Alangium aequalifolium* (Goepp.) Krysht. et Borsuk (табл. II, *5*).

Наибольшее количество отпечатков принадлежит листьям *Alangium aequalifolium* (Goepp.) Krysht. et Borsuk, которые в отдельных местах переполняют породу. Несколько уступают им в количественном отношении отпечатки *Acer trilobatum* A. Br и *Phragmites oeningensis* Hr.

В других пунктах окрестностей Запорожья найдены *Fagus orientalis* Lipsky и *Castanea atavia* Ung.

При сравнении нижнесарматской флоры г. Запорожья с верхнеконкскими флорами Александровки, Амвросиевки, Грузского Еланчика, г. Жданова, а также с нижнесарматской флорой г. Орехова нельзя не заметить в рассматриваемом флористическом комплексе второстепенную роль представителей сем. *Fagaceae*.

Характерной отличительной чертой флоры с. Балабино является массовое развитие *Alangium aequalifolium*. Это растение, близкое к современному *A. chinense* Rehder, произрастающему в юго-восточной Азии, дало единичные отпечатки листьев в местонахождениях Амвросиевки, р. Грузской Еланчик и в нижнем сармате Молдавии (Наславцы). Такое массовое развитие этого вида на юге Украины фиксируется впервые.

Каштановые, буковые, дубовые и кленовые леса конца среднего и начала верхнего миоцена северного Приазовья произрастали при довольно теплом и влажном климате, во многом сходном с климатическими условиями современного западного Закавказья. По всей вероятности, средняя годовая температура была около 15° при количестве годовых осадков в 1000—1200 мм. Область такого тепло-умеренного климата, благоприятного для произрастания каштаново-буковых и дубовых лесов, в конце среднего и в начале верхнего миоцена занимала северо-восточную часть Средней Европы (Berger u. Zabuch, 1952) и опускалась через Силезию и окрестности Львова на юг, к берегам Конкского и Нижнесарматского бассейнов на территории Молдавии и Украины.

Литература

Богачев В. В. (1911). Миоценовые отложения г. Новочеркасска. Ежегодн. геолог. и минералог. России, *13*, 3—4. — Богачев В. В. (1955). Амвросиевские нижнесарматские рыбы. ДАН СССР, *105*: 3. — Богачев В. В. и А. И. Шишкина. (1919). Путеводитель геологических экскурсий в окрестностях г. Таганрога. — Зиновьев М. С. (1957). Новые данные о верхнеконкских отложениях Ростовской области. ДАН СССР, *114*, 1. — Коваль Я. М. (1955). О новом местонахождении третичной флоры в северном Приазовье. Зап. Геолог. факульт. Харьковск. гос. унив., *12*. — Криштофович А. Н. (1914). Последние находки остатков сарматской и мэотической флоры на юге России. Изв. АН, сер. 8, *VIII*. — Криштофович А. Н. (1916). Некоторые представители китайской флоры в сарматских отложениях на р. Крынке. Изв. АН, сер. 8, *XII*. — Криштофович А. Н. (1931). Сарматская флора р. Крынки. Тр. Главн. геолого-развед. упр., *98*. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1951). Сарматские растения из Амвросиевки в Донецком бассейне. В кн.: Сб. памяти акад. А. Д. Архангельского. — Мефферт Б. Ф. (1923). Описание планшета VII-22. — Пiменова Н. В. (1939). Деякі зауваження щодо керамічних глин району Амвросіевки та Кутейніково. Геологічн. журн. АН УРСР, *6*, 3. — Пименова Н. В. (1954). Сарматская флора Амвросиевки. — Тесленко Ю. В. (1956). До палеогеографії Амвросієвського району наприкінці середньоміоценового часу. Геологічн. журн. АН УРСР, *16*, 1. — Berger W. u. F. Zabuch. (1952). Die Pflanzenreste aus den obermiozänen Ablagerungen der Türkenschanze in Wien. Sitzungsber. Öster. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 1, *161*, 7.

**Харьковский
государственный университет
им. А. М. Горького.**

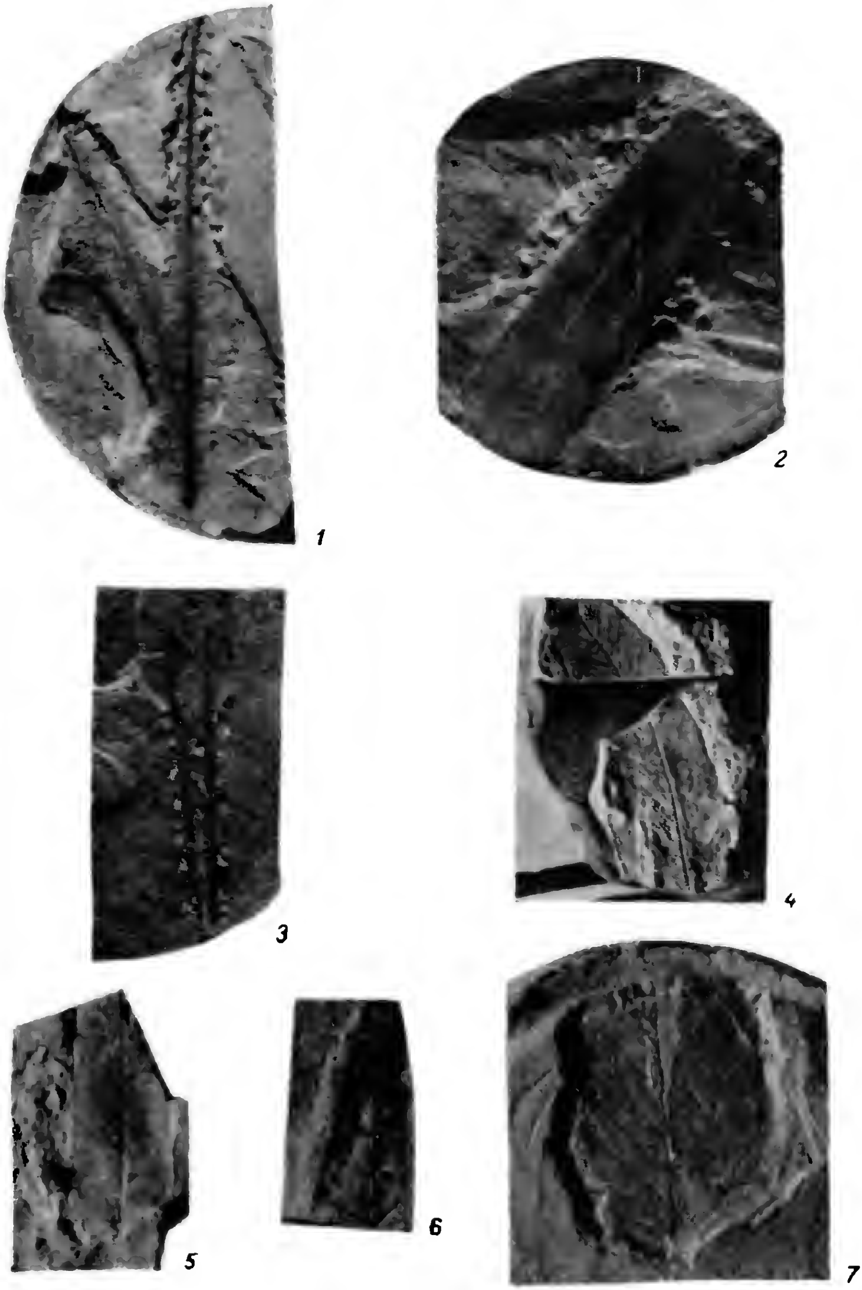
(Получено 29 V 1957).

Е. Н. Преображенская

О СРАВНИТЕЛЬНОЙ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

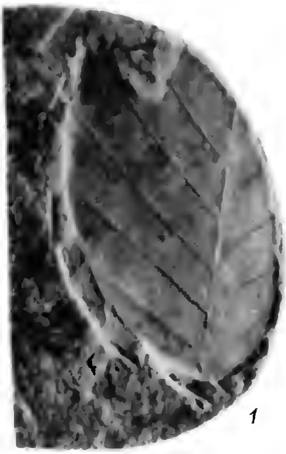
Введение. Известно, что растения разных семейств, родов и видов и даже разновидностей в пределах вида по-разному реагируют на действие х- и γ-лучей (Бреславец, 1946). Были исследованы различные виды растений, однако многими авторами опыты проводились с незначительным числом видов (от 2—3 до 9). Исключение составляют

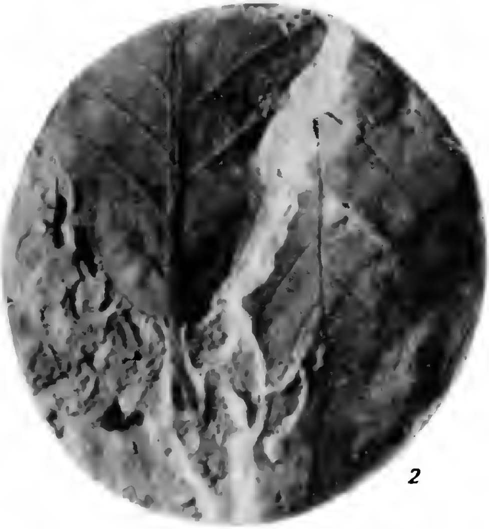
Таблица I

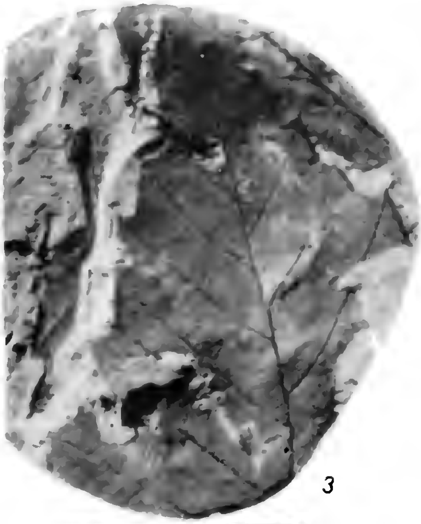


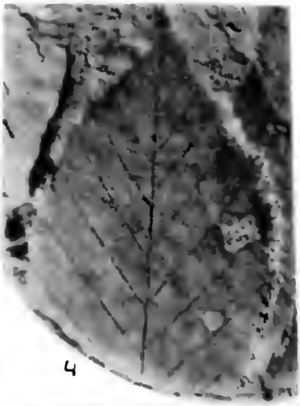
1 и *3* — *Pinus* sp.; *2* — *Arundo goepperti* (Muenst.) Hr.; *4* и *5* — *Osmunda heeri* Gaud.; *6* — *Myrica undulata* Pimen.; *7* — *Zelkova ungeri* Kov. и *Carpinus* sp. (Натуральная величина).

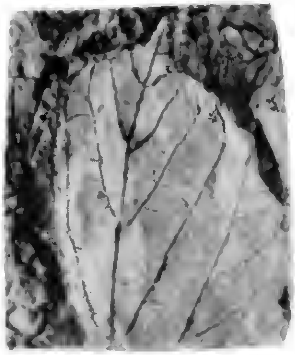
Таблица II

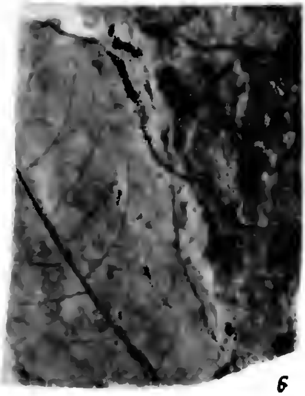

1


2


3


4


5


6

1 — Fagus orientalis Lipsky; *2* и *3 — Quercus castaneaefolia* C. A. M.; *4 — Carpinus grandis* Ung.; *5 — Alangium aequalifolium* (Goepp.) Krysht. et Borsuk; *6 — Magnolia attenuata* Web. (Натуральная величина).

лишь работы некоторых ученых. Так, Густафсон (Gustafsson, 1944), облучая х-лучами семена 18 видов, установил, что наиболее резистентными являются семена масличных растений из семейств *Cruciferae* и *Linaceae*. Самыми чувствительными оказались семена представителей *Leguminosae* и *Compositae*. Промежуточное положение между двумя этими группами занимают *Gramineae*. Повышенную резистентность масличных растений Густафсон объясняет физиологическими свойствами их клетки и ядра, а также и содержанием жира в клетках.

Спэрроу и Синглетон (Sparrow a. Singleton, 1953), а также Спэрроу и Ганкель (1956) в течение 6 лет определили резистентность 100 видов растений. В своих опытах они подвергали растения хроническому облучению γ-лучами Co^{60} на протяжении всего вегетационного периода. Наиболее радиочувствительными оказались *Tradescantia paludosa* и *Lilium longevermum* (дозы в 30—40 r в день вызывали резкую задержку роста), а самыми резистентными — *Gladiolus* и *Digitaria sanguinalis* (доза в 5000—6000 r в день почти не оказывала никакого действия). Авторы приходят к выводу, что радиочувствительность зависит от размеров и числа хромосом. В пределах одного рода диплоидные виды чувствительнее, чем полиплоидные. Другие исследователи считают, что радиочувствительность зависит от размеров семян (Iven, 1925). Однако причины разной радиочувствительности растений различных семейств, родов, видов и разновидностей до сих пор еще остаются невыясненными. Данные разных авторов трудно сравнимы, так как опыты проводились в разное время и воздействию подвергались семена на разных стадиях развития. Кроме того, применялись разные, подчас неустановимые дозы. В связи с этим желательно проведение сравнительных опытов по единой методике. Только постановка таких опытов в одинаковых условиях позволит, наконец, правильно сгруппировать виды по их радиочувствительности, принимая за ее меру ту дозу, которая вызывает смерть растения. Лишь такое изучение позволит сделать обоснованные выводы о причинах внутривидовых, межвидовых и межсемейственных различий в радиорезистентности. С этой целью мы провели работу по сравнительному изучению радиорезистентности 43 видов растений, принадлежащих к 15 различным семействам, и 24 сортов, относящихся к 3 видам. Наиболее широко нами были охвачены 3 семейства — *Leguminosae*, *Gramineae* и *Cruciferae*, так как по литературным данным первые 2 семейства наиболее чувствительны к облучению. а последнее резистентно. Поэтому представлялось интересным выяснить, распространяется ли этот вывод на большинство изученных видов внутри этих семейств.

Методика. В 1954 г. были проведены опыты по единой схеме. Семена урожая 1952 и 1953 гг. мы получили с различных селекционных станций. Семена всех видов в воздушно-сухом состоянии облучались различными дозами γ-лучей Co^{60} от источника мощностью в 350 кюри. Желая установить для большинства растений хотя бы ориентировочно критические и летальные дозы, мы использовали дозы облучения с очень широким диапазоном, т. е. сильно отличающиеся друг от друга.

В лабораторных опытах было изучено влияние облучения на прорастание семян. Сухие семена, подвергнутые воздействию γ-лучей дозами в 1000, 25 000, 100 000, 500 000, 1 000 000 и 1 500 000 r, а также контрольные (необлученные), проращивались на фильтровальной бумаге в чашках Петри, и в течение 7—8 суток подсчитывалось число проросших семян; проросшими считались семена, корешок которых достигал их длины. Условия проращивания для всех вариантов опыта были одинаковыми, так как контрольные и опытные семена ставились на прорастание одновременно. Определение всхожести контрольных и подопытных образцов семян производилось в 4-кратной, а для некоторых видов и в 5-кратной повторности.

В полевых условиях изучалось влияние облучения на всхожесть, рост, развитие и выживаемость растений; под выживаемостью понимается число растений, сохранившихся до конца вегетации. Семена, облученные дозами в 200, 1000, 5000, 25 000, 50 000, 100 000 и 200 000 r высевались на делянках площадью в 1 м² в 4-кратной повторности. Семена высевались по весу (на каждый квадратный метр), исходя из общепринятых норм высева на гектар.

В настоящей статье мы ограничимся рассмотрением данных, связанных с прорастанием семян в лабораторных условиях и выживанием растений в полевых условиях. Данные по прорастанию и выживаемости приведены только для той дозы, за которой уже следует доза, являющаяся летальной для данного вида.

Экспериментальные данные. Результаты опытов с прорастанием семян после облучения приведены в табл. 1. Как видно из этой таблицы, облучение оказывает различное действие на прорастание семян испытанных видов. Наиболее чувствительными, с точки зрения сохранения способности к прорастанию, оказались семена периллы (*Perilla ocymoides*) — после облучения дозой в 25 000 r прорастает только 6% семян, затем семена арахиса (*Arachis hypogaea*), бобов (*Vicia faba*), крупносемянного гороха (*Pisum sativum*), сои (*Glycine hispida*), двух сортов фасоли (*Phaseolus vulgaris*), укропа (*Anethum graveolens*). Наибольшее же число видов (34) прорастает после облучения очень сильной дозой (1 500 000 r). Наиболее резистентными оказались семена люпина (*Lupinus angustifolius*), лаллеманции (*Lallemantia iberica*), всех видов из сем. *Cruciferae* и др. Почти все виды *Gramineae* и 9 видов из сем. *Leguminosae* прорастают после облучения дозой в 1 500 000 r.

ТАБЛИЦА 1

Влияние облучения на прорастание семян растений различных видов

Процент проросших семян	Дозы γ-лучей Co^{60} (в *r*)				
	25 000	100 000	500 000	1 000 000	1 500 000
0—10	*Perilla ocymoides.*	—	*Vicia faba, Glycine hispida, Phaseolus vulgaris* сорт Белорусская 288, *Anethum graveolens.*	*Phaseolus vulgaris* сорта Сакса, Щедрая, Бомба №1, *Agropyrum repens.*	*Lathyrus sativus, Pisum sativum* сорт Капитал, *Phaseolus vulgaris* сорт Триумф, *Rhaphanus sativus* var. *radicola, Spinacia oleracea, Arrhenatherum elatius, Triticum vulgare* сорт Ветвистая.
10—20	—	—	*Pisum sativum* сорт Сахарный.	*Phaseolus vulgaris* сорта Челябинская, Свердловская, Московская белая.	*Melilotus officinalis, Lens esculenta, Ricinus persicus, Brassica campestris* var. *rapifera.*
20—30		*Arachis hypogaea.*	*Pisum sativum* сорт Виктория розовая.	—	*Matricaria chamomilla, Cannabis sativa, Fagopyrum esculentum, Triticum vulgare* сорта Северная 11, Красноуфимская 23, Лютесценс 062, *Hordeum vulgare.*
30—40	—	—	—	—	*Sesamum indicum, Phleum pratense, Triticum vulgare* сорта Диамант, Эритроспермум 841.
40—50	—	*Phaseolus vulgaris* сорт Северная.	*Pisum sativum* сорт Виктория Штрубе.	*Cucumis sativus.*	*Cicer arietinum, Pisum sativum* сорт Штамбовый, *Abutilon avicennae, Triticum vulgare* сорта Красноуфимская 24, Пшенично-пырейный гибрид.
50—60	—	—	—	*Avena sativa.*	*Trifolium pratense.*
60—70	—	—	—	—	*Nicotiana rustica, Zea mays.*
70—80	—	—	—	—	*Vicia sativa, Linum usitatissimum, Brassica napus oleifera.*
80—90	—	—	—	—	*Lupinus angustifolius, Sinapis alba, Brassica campestris* var. *oleifera, Raphanus sativus, Helianthus annuus. Lactuca sativa, Panicum miliaceum, Triticum vulgare* сорт Мильтурум 533.
90—100	—	—	—	—	*Lallemantia iberica, Camelina sativa.*

Следует отметить, что различие в радиочувствительности между видами, принадлежащими к одному семейству, наиболее ярко выражено у *Leguminosae* и *Labiatae*. У *Gramineae* это различие менее отчетливо: все виды прорастают после облучения в 1 500 000 г за исключением овса (*Avena sativa*) и пырея (*Agropyrum repens*). У *Cruciferae* и *Compositae* такого различия совсем не наблюдается; исследованные виды этих семейств прорастают при дозе 1 500 000 г.

Разные сорта гороха (*Pisum sativum*) и фасоли (*Phaseolus vulgaris*) также различно реагируют на облучение, т. е. летальный эффект наступает у них при различных дозах. У 9 сортов пшеницы (*Triticum vulgare*) не отмечено резкой разницы в прорастании семян после облучения; все сорта прорастают после воздействия самой высокой дозы в 1 500 000 г.

Семена почти всех изученных нами видов и сортов, облученные высокими дозами γ-лучей (500 000, 1 000 000 и 1 500 000 г) начинали прорастать на 1, 2, 3 суток позднее, чем в контроле; в дальнейшем они прорастали очень медленно. Семена крупносемянных сортов гороха Виктория розовая и Виктория Штрубе после воздействия дозами в 1 000 000 и 1 500 000 г порозовели, размякли и загнили; некоторые семена при этих дозах наклюнулись, но не проросли.

В лабораторных опытах были раздельно облучены мелкие и крупные семена бобов (*Vicia faba*). Отмечено различие в их чувствительности, которое выявилось главным образом после облучения дозой в 100 000 г; процент проросших мелких семян при этой дозе был равен 73, крупных же — 12. Следовательно, крупные бобы чувствительнее мелких.

В табл. 2 приведены результаты полевых опытов по выживаемости некоторых видов и сортов культурных растений. При уборке подсчитывалось число растений на контрольных и опытных делянках. Данные по выживаемости приведены в процентах от контроля.

Из этой таблицы и примечания к ней видно, что наиболее радиочувствительными видами оказались бобы (*Vicia faba*), крупносемянный горох (*Pisum sativum*), фасоль (*Phaseolus vulgaris*), перилла (*Perilla ocymoides*), кукуруза (*Zea mays*), тимофеевка (*Phleum pratense*), райграс (*Arrhenatherum elatius*), пырей (*Agropyrum repens*), рожь (*Secale cereale*), пшеница (*Triticum vulgare*). Наиболее резистентные: все виды из сем. *Cruciferae* — горчица (*Sinapis alba*), сурепица (*Brassica campestris* var. *oleifera*), турнепс (*Brassica campestris* var. *rapifera*), рапс (*Brassica napus oleifera*), редька (*Raphanus sativus*), редис (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*), рыжик (*Camelina sativa*); мелкосемянные виды из сем. *Leguminosae* — люцерна (*Medicago sativa*), донник (*Melilotus officinalis*), клевер (*Trifolium pratense*); канатник (*Abutilon avicennae*), лен (*Linum usitatissimum*), клещевина (*Ricinus persicus*), махорка (*Nicotiana rustica*), кунжут (*Sesamum indicum*), ляллеманция (*Lallemantia iberica*). Промежуточное положение занимают 8 видов *Leguminosae* — люпин (*Lupinus angustifolius*), арахис (*Arachis hypogaea*), нут (*Cicer arietinum*), вика (*Vicia sativa*), чечевица (*Lens esculenta*), чина (*Lathyrus sativus*), мелкосемянный горох (*Pisum sativum*), соя (*Glycine hispida*); 3 вида *Gramineae* — просо (*Panicum miliaceum*), овес (*Avena sativa*), ячмень (*Hordeum vulgare*); укроп (*Anethum graveolens*), подсолнечник (*Helianthus annuus*), салат (*Lactuca sativa*), шпинат (*Spinacia oleracea*), гречиха (*Fagopyrum esculentum*).

Наблюдается различие в радиорезистентности видов, принадлежащих к одному семейству. Особенно ярко это проявляется (как и в лабораторных опытах) у видов *Leguminosae* и *Labiatae*. Все виды *Leguminosae* можно разделить на 3 группы: чувствительные, среднечувствительные и резистентные. Также различно по отношению к облучению ведут себя 2 вида из сем. *Labiatae* — *Perilla ocymoides* (чувствительна) и *Lallemantia iberica* (резистентна). У *Gramineae* различие между видами менее выражено: изученные виды можно отнести к первым двум группам. И, наконец, у 6 видов *Cruciferae* никакого различия не наблюдается; все в одинаковой степени резистентны к облучению.

Сорта в пределах одного вида также по-разному реагируют на облучение, причем это различие наиболее ярко выражено опять-таки у *Leguminosae*. Сорта крупносемянного гороха (*Pisum sativum*) чувствительнее к облучению, чем сорта мелкосемянного. Из 8 сортов фасоли (*Phaseolus vulgaris*) три оказались более резистентными.

Таким образом, виды и сорта сем. *Leguminosae* и в незначительной степени *Gramineae* по-разному реагируют на облучение: почти никакой разницы в реакции на облучение не наблюдается между видами *Cruciferae*.

Для некоторых видов и сортов удалось установить критические дозы, т. е. такие, при которых выживает от 30 до 40% растений.

Заключение. На основании наших и литературных данных можно заключить, что средняя радиорезистентность видов, принадлежащих к различным крупным систематическим подразделениям (семействам), не одинакова.

Выяснилось также, что внутри некоторых семейств существует большое различие в радиорезистентности между видами (*Leguminosae*, *Labiatae*), у других оно выражено в меньшей степени (*Gramineae*) и у третьих совершенно отсутствует (*Cruciferae*). Кроме того, у отдельных видов (*Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*) наблюдается резкое различие между сортами, у других же такой резкой разницы нет (*Triticum vulgare*).

ТАБЛИЦА 2

Действие облучения на выживаемость растений различных видов

Выживаемость (в % от контроля)	Дозы γ-лучей Co^{60} (в *г*)				
	5000	25 000	50 000	100 000	200 000
0—10	*Vicia faba*	*Lens esculenta*, *Lathyrus sativus*, *Pisum sativum* сорта Штамбовый, Сахарный, *Glycine hispida*, *Phaseolus vulgaris* сорт Северная, *Lactuca sativa*, *Fagopyrum esculentum*, *Triticum vulgare* сорт Диамант.	*Vicia sativa*, *Pisum arvense*, *Panicum miliaceum*, *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*.	*Sesamum indicum*, *Nicotiana rustica*. *Camelina sativa*.	*Sinapis alba*, *Raphanus sativus*.
10—20	—	*Pisum sativum* сорт Капитал, *Phaseolus vulgaris* сорта Московская белая, Белорусская 288, *Spinacia oleracea*.	—	*Ricinus persicus*, *Cucumis sativus*.	—
20—30	—	—	—	*Abutilon avicennae*, *Brassica napus oleifera*.	—
30—40	*Triticum vulgare* сорт Мильтурум 533.	*Cicer arietinum*.	*Lupinus angustifolius*.	*Melilotus officinalis*, *Lallemantia iberica*.	—
40—50	*Pisum sativum* сорт Виктория Штрубе.	—	—	—	—
50—60	—	*Anethum graveolens*.	—	*Trifolium pratense*.	*Rhaphanus sativus* var. *radicola*.

Примечание. Для некоторых видов (*Medicago sativa*, *Linum usitatissimum*, *Brassica campestris* var. *oleifera*, *Phleum pratense*, *Arrhenatherum elatius*, *Agropyrum repens*, *Secale cereale* и пшенично-пырейный гибрид) в табл. 2 не приведены данные по выживаемости растений, так как при уборке не определялось их число, а учитывалась только надземная масса. Для тимофеевки, райграса, пырея, ржи и пшенично-пырейного гибрида летальной является доза в 25 000 *г*, для люцерны 200 000 *г*; лен и сурепица выживают после облучения семян дозой в 200 000 *г*.

Таблица 2 (*продолжение*)

Выживаемость (в % от контроля)	Дозы γ-лучей Co^{60} (в *г*)				
	5000	25 000	50 000	100 000	200 000
60—70	*Pisum sativum* сорт Виктория розовая, *Phaseolus vulgaris* сорта Триумф, Свердловская, *Triticum vulgare* сорта Северная 11 и Ветвистая.	*Arachis hypogaea*	—	—	—
70—80	*Phaseolus vulgaris* сорт Сакса, *Triticum vulgare* сорт Лютесценс 062.	*Helianthus annuus.*	—	—	—
80—90	*Phaseolus vulgaris* сорт Челябинская, *Zea mays.*	—	—	*Brassica campestris* var. *rapifera.*	—
90—100	*Phaseolus vulgaris* сорт Щедрая, *Perilla ocymoides*, *Triticum vulgare* сорта Эритроспермум 841, Красноуфимская 23, Красноуфимская 24.	—	—	—	—

Все изученные нами виды растений можно разделить на 3 группы: **радиочувствительные** — *Vicia faba, Pisum sativum, Phaseolus vulgaris, Perilla ocymoides, Zea mays, Phleum pratense, Arrhenatherum elatius. Agropyrum repens, Secale cereale, Triticum vulgare*; **средночувствительные** — *Lupinus angustifolius, Arachis hypogaea, Cicer arietinum, Vicia sativa, Lens esculenta, Lathyrus sativus, Glycine hispida, Pisum sativum, Anethum graveolens, Helianthus annuus, Lactuca sativa, Spinacia oleracea, Fagopyrum esculentum, Panicum miliaceum, Avena sativa* и *Hordeum vulgare*; **резистентные** — *Medicago sativa, Melilotus officinalis, Trifolium pratense, Abutilon avicennae, Linum usitatissimum, Ricinus persicus, Nicotiana rustica, Sesamum indicum, Lallemantia iberica, Sinapis alba, Brassica campestris* var. *rapifera, B. napus oleifera, Raphanus sativus, Rh. sativus* var. *radicola, Camelina sativa, Cucumis sativus*

Представляет интерес тот факт, что облучение сухих семян по-разному действует на прорастание их в чашках Петри, на всхожесть в полевых условиях, рост, развитие и выживаемость растений. Семена всех видов (кроме *Perilla ocymoides* и *Arachis hypogaea*), с точки зрения сохранения способности к прорастанию, оказались высокорезистентными; они прорастают после облучения очень высокими дозами (от 500 000 до 1 500 000 г). Появление же всходов в полевых условиях и дальнейший рост и развитие растений происходят лишь при значительно меньших дозах (от 5000 до 200 000 г). Это различие особенно отчетливо выявилось у *Gramineae*. Семена изученных нами видов *Gramineae* оказались высокорезистентными в отношении сохранения ими способности к прорастанию и, наоборот, чувствительными с точки зрения влияния облучения на дальнейший рост и развитие молодого проростка и взрослого растения.

Нам удалось выяснить, что зависимость радиорезистентности от размеров семян имеет место в пределах семейства и вида: крупносемянные виды *Leguminosae* чувствительны к облучению (*Vicia faba*, *Arachis hypogaea*, *Pisum sativum*, *Glycine hispida*, *Phaseolus vulgaris*), мелкосемянные — резистентны (*Medicago sativa*, *Melilotus officinalis*, *Trifolium pratense*): крупносемянные сорта *Pisum sativum* и *Vicia faba* чувствительнее мелкосемянных.

В наших опытах не наблюдалось прямой зависимости радиорезистентности от процентного содержания жира в клетках. Несмотря на то, что в семенах *Perilla ocymoides* имеется гораздо больше жира (40—48%), чем в семенах *Sinapis alba* (25%), первая является одним из наиболее чувствительных растений, а вторая — самым резистентным. Эта зависимость не отмечена даже для видов одного и того же семейства; например *Brassica napus oleifera* содержит жира 55%, а *Sinapis alba* до 25%, но первая чувствительнее к облучению.

Литература

Бреславец Л. П. (1946). Растение и лучи рентгена. — Спэрроу А. и Д. Ганкель. (1956). Влияние длительного облучения γ-лучами Co^{60} на развитие растений. В кн.: Применение радиоактивных изотопов в промышленности, медицине и сельском хозяйстве. (1955). — Gustafsson A. (1944). The x-ray resistance of dormant seeds in some agricultural plants. Hereditas, *XXX*. — Iven H. (1925). Neue Untersuchungen über die Wirkung der Röntgenstrahlen auf Pflanzen. Strahlentherapie, *19*, 3. — Sparrow A. a. R. Singleton. (1953). The use of radiocobalt as a source of gamma rays and some effects of chronic irradiation on growing plants. Amer. Naturalist, *87*, 832.

Уральский филиал
Академии наук СССР,
Лаборатория биофизики,
Свердловск.

(Получено 3 XII 1957).

А. А. Домашова

РЖАВЧИННЫЕ ГРИБЫ (*UREDINALES*) ХРЕБТА ТЕРСКЕЙ-АЛАТАУ КИРГИЗСКОЙ ССР

Группа ржавчинных грибов хребта Терскей-Алатау и прибрежных равнин оз. Иссык-Куль по видовому составу довольно разнообразна и обильна. Здесь обнаружено 126 видов (нами собрано 87 видов, остальные заимствованы главным образом из сборов Поспелова и Калмыковой), которые относятся к следующим 9 родам:

Сем. *Melampsoraceae*

Род *Melampsora* Cast.	6 видов
» *Pucciniastrum* Otth.	1 вид
» *Chrysomyxa* Ung.	3 вида

Сем. *Pucciniaceae*

Род *Uromyces* Link	14 видов	род *Puccinia* Pers.	84 вида
» *Trachyspora* Fuck.	1 вид	» *Phragmidium* Link	5 видов
» *Gymnosporangium* Hedw.	4 вида	» *Aecidium* Pers.	8 видов

Из них 2 вида описываются впервые для СССР и 8 видов впервые для Киргизии.

Среди собранных нами грибов преобладают, хотя и незначительно, виды с сокращенным циклом развития (51.6%), что еще раз подтверждает существующее в литературе мнение о влиянии экологических условий на развитие грибов. Как отмечают В. Л. Комаров (1895), К. Е. Мурашкинский и М. К. Зилинг (1928). А. А. Ячевский (1933), П. Н. Головин (1944, 1956) и другие, в высокогорных местностях, имеющих своеобразные климатические условия, а также в засушливых районах преобладают ржавчинники с сокращенным циклом; в областях же с умеренным климатом — грибы с полным циклом развития. В подтверждение сказанного приводим табл. 1.

Данные этой таблицы показывают, что в наиболее засушливых условиях Туркмении и Памира число видов с полным циклом развития значительно меньше, чем в остальных сравниваемых районах. И, наоборот, ржавчинные грибы, развитие кото

ТАБЛИЦА 1

Распределение грибов по типам развития в различных районах СССР

Типы развития	Количество видов (в %)				
	Терскей-Алатау	Туркмения (по Калымбетову)	Памир (по Головину)	Азербайджан (по Мехтиевой)	Курская обл. (по Томилину)
Eu-формы	48.4	38.3	36.6	51.3	55.6
Brachy-формы	13.5	—	1.9	12.8	11.4
Hemi-формы	11.1	35.0	27.2	16.6	19.8
Opsi-формы	7.1	1.7	5.7	7.7	3.9
Micro-формы	13.5	17.8	23.1	2.6	3.9
Aecidium-формы	6.4	7.2	5.8	9.0	1.6

рых ограничивается лишь уредо- и телейтостадиями, здесь представлены довольно широко.

Определенный интерес вызывают micro-формы. В Курской области они встречаются в незначительном числе — тут их всего 3.9%. Количество этих форм возрастает в горных областях по мере того, как здесь уменьшается период вегетации, а климатические условия становятся более суровыми. Так, число их на Памире достигает 23.1%.

Количественные соотношения micro-форм с другими формами на Терскей-Алатау в общем соответствуют таковым в других горных районах, указанных в табл. 1. Хотя число micro-форм, известных на Терскей-Алатау, несколько меньше, чем на Памире и в Туркмении, но во всех этих районах они не превалируют над остальными, что ранее считалось характерным для высокогорий, а даже уступают по количеству eu-формам. В то же время наш район имеет свои особенности. Это связано, прежде всего, с своеобразными экологическими условиями местности. Умеренный климат, наличие еловых лесов и богатой по своему видовому составу травянистой растительности приводят к тому, что по встречаемости brachy- и hemi-форм, а также eu-форм Терскей-Алатау стоит ближе к Азербайджану и Курской области, чем к Туркмении и Памиру. Интересен и тот факт, что среди собранных нами eu-форм большее число их (35 из 61) относится к разнохозяйным.

Распространение ржавчинных грибов находится в прямой зависимости от распространения растений-хозяев. Ограниченные ареалы некоторых из них препятствуют расселению поражающих их грибов и, наоборот, широкое распространение растений-хозяев по различным растительным ассоциациям ведет к широкому распространению ржавчинников. Поэтому при оценке зонального распределения грибов мы старались провести необходимый анализ в соответствии с распределением растительных поясов, с учетом абсолютных высот мест сбора грибов. Данные по зональному распределению ржавчинников приведены в табл. 2.

Как видим из этой таблицы, ржавчинники с полным циклом развития в основном располагаются в областях предгорий и лесов, причем в этих условиях богаче представлены разнохозяйные виды. Это становится понятным, если учесть, что в этих условиях наиболее разнообразен растительный покров, среди которого часто можно встретить промежуточных хозяев тех или иных видов. Кроме того, здесь вегетационный период более длительный, чем в субальпийском поясе и на сыртах.

В поясе предгорий обильны *Puccinia graminis* Pers. с ее формами, *P. agropyri* Ell. et Ev., *P. isiacae* (Thüm.) Wint., *P. lasiagrostis* Tranzch., *P. magnusiana* Körn., *P. stipina* Tranzch., *P. bromina* Erikss., *Melampsora populina* (Pers.) Lév., *M. salicina* Lév. и ряд других широко известных видов. Из однохозяйных видов обычны *Puccinia menthae* Pers., *P. minussensis* Thüm., *P. punctata* Link, *P. taraxaci* Plowr., *Uromyces fabae* (Pers.) DB., *U. glycyrrhizae* (Rabh.) Magn., *U. kochiae* Syd., *Phragmidium potentillae* (Pers.) Karst. и др. Нечасто встречается *Uromyces magnusii* Kleb. и впервые в Киргизии собрана *Puccinia thuemeniana* Voss., ранее известная из Западносибирского края.

Такой видовой состав ржавчинников связан в основном с наличием злаковых степей, участков с зарослями чия (*Lasiagrostis splendens* Kunth.), кохии (*Kochia prostrata* [L.] Schr.). и других засухоустойчивых растений, а в более увлажненных и затененных местах — злаково-разнотравных лугов.

ТАБЛИЦА 2

Распределение биологически различных типов ржавчинных грибов по растительным поясам

Тип развития	Пояс предгорий и прибрежных равнин		Лесной пояс		Субальпийский пояс		Альпийский пояс (сырты)	
	количество видов							
	абсолютное	в %	абсолютное	в %	абсолютное	в %	абсолютное	в %
Hetero-Eu-формы	19	30.6	16	25.0	6	35.3	1	6.25
Auto-eu-формы .	16	25.8	15	23.4	3	17.6	2	12.5
Brachy-формы . .	11	17.7	7	10.9	1	5.9	1	6.25
Hemi-формы . .	8	12.9	3	4.7	4	23.5	3	18.75
Opsi-формы . . .	1	1.6	8	12.5	1	5.9	2	12.5
Micro-формы . .	4	6.5	11	17.2	2	11.8	4	25.0
Aecidium-формы	3	4.9	4	6.3	—	—	3	18.75
Всего[1] . . .	62	100	64	100	17	100	16	100

Более разнообразны ржавчинники в поясе леса, охватывающем высоты от 1800 до 3000 м над ур. м. В этих условиях мы встречаем представителей всех отмеченных нами родов с различными типами развития. Виды родов *Chrysomyxa*, *Gymnosporangium* и *Pucciniastrum* собраны нами только в лесу.

Здесь можно часто встретить разнохозяйные виды — *Puccinia monticola* Kom., *P. poarum* Niels., *P. polygoni-amphibii* Pers., *P. rubigo-vera* (DC.) Wint., *P. acteae-agropyri* Fisch., *Chrysomyxa pirolae* (DC.) Rostr. и другие, а также однохозяйные *Puccinia komarovii* Tranzch., *P. mulgedii* Syd., *P. violae* (Schum.) DC., *Uromyces fabae* (Pers.) DB., *U. geranii* (DC.) Otth. et Wartm.. *U. lycoctoni* (Kalchbr.) Trotter, виды рода *Phragmidium* и др.

На высоте 2500 м над ур. м. впервые в Киргизии найдена *Puccinia mougeotii* Lagerh., известная в Советском Союзе главным образом из Сибири. Micro- и opsi-формы по своей численности занимают в таблице третье и четвертое места и значительно превышают их число в первой зоне (табл. 2). Это прежде всего связано с тем, что определенная часть собранных нами opsi- и micro-форм приурочена к ели и кустарникам, широко распространенным в лесном поясе. Травянистые растения, на которых найдены эти формы, также произрастают под пологом леса. Лишь *Micro-Puccinia leveillei* Mont. собрана нами и на побережье Иссык-Куля, и в лесу. В лесу встречается также *P. virgaureae* (DC.) Libert., впервые собранная нами в Киргизии.

Высокогорная, хотя и небольшая по составу группа ржавчинников представляет значительный интерес. Сюда мы включаем грибы субальпийского пояса и сыртовой полосы с абсолютными высотами 3000—4200 м.

По сравнению с предыдущими двумя поясами в таблице бедно представлены ржавчинные субальпийского пояса; всего здесь собрано 17 видов (табл. 2). Это не значит, что флора ржавчинников этим числом видов и ограничивается. Необходимо учитывать, что наши сборы не являются исчерпывающими. Кроме того, известно, что на Терскей-Алатау поясность выражена нечетко, и нередко одни и те же растительные формации встречаются в различных поясах, в силу чего некоторые растения, характерные для субальпийской зоны и пораженные ржавчиной, но находящиеся под пологом леса, отнесены к лесному поясу.

Виды, строго приуроченные к субальпийскому поясу и не встречающиеся в других поясах, нами не найдены. Здесь собраны грибы, известные внизу и также найденные и в субальпийском поясе, но проникающие и на сырты. К последним относится *Puccinia poae-sudeticae* Jørstad.

Среди собранных в субальпийском поясе ржавчинников бо́льшую часть составляют виды с полным циклом развития, и среди них превалируют разнохозяйные.

---

[1] Несовпадение суммарного количества видов в данной таблице с общим числом их в наших коллекциях связано с тем, что отдельные виды грибов встречаются в разных поясах и, в связи с этим, учтены в нескольких графах.

Интересно, что некоторые промежуточные хозяева для таких, например, видов, как *Puccinia polygoni-amphibii* Pers. и *P. monticola* Kom., встречаются и на субальпийских лугах (виды рода *Geranium*), в то время как у *P. caricis* Schröt. и *P. pygmaea* Erikss. эцидии находятся на растениях, приуроченных к лесам и предгорьям. Так, для *P. caricis* Schröt. эцидиальными хозяевами являются *Urtica dioica* и *U. urens*, а для *P. pygmaea* Erikss. — барбарис.

Отсутствие древесной и кустарниковой растительности в субальпийском поясе привело к резкому падению числа opsi-форм рода *Puccinia*, а также к отсутствию в этом поясе таких родов, как *Chrysomyxa*, *Melampsora*, *Phragmidium*, *Gymnosporangium*. Это отрицательно сказалось и на количестве micro-форм.

Trachyspora alchimillae (Pers.) Fuck., поражающая виды манжеток, в наших условиях является до некоторой степени космополитом, следуя за хозяином на предельные высоты его существования.

Ржавчинные грибы альпийского пояса (сыртов), по нашим сборам, также немногочисленны (16 видов), но распределение их по типам развития, как видно из табл. 2, уже иное. Здесь преобладают micro-формы. Такие виды, как *Puccinia adenophorae* Diet. и *P. anthemidis* Syd., строго приурочены к сыртовой полосе и в других местах нами не собраны. Эти виды вообще являются редкими и до сих пор не были известны в СССР.

Из eu-форм чаще встречаются однохозяйные виды, причем *Puccinia crepidis-pygmaeae* Gaill. нигде, кроме сыртов, нами не найдена. *Uromyces polygoni* (Pers.) Fuck., наоборот, распространен повсеместно во всех растительных поясах.

Из других интересных видов, собранных в этом районе, следует отметить *Puccinia cristata* Kom. и *Uromyces lapponicus* Lagerh., причем последний широко расселен в горных местностях Полярного Урала, Сибири, Камчатки, а также Монголии.

Известно, что высота над уровнем моря еще не отражает всех экологических условий, характеризующих не только различные хребты, но и отдельные участки и даже ущелья одного и того же хребта. Это положение относится и к нашему району. Здесь высотные показатели распределения ржавчинных грибов в разных местах хребта Терскей-Алатау сильно колеблются. Так, на сыртах Арабели (3600—3900 м над ур. м.) с крайне суровыми климатическими условиями ржавчинники, как и другие группы грибов, за исключением сумчатых, не обнаружены, в то время как в других местностях Терскей-Алатау *Puccinia polygoni-vivipari* Karst. собрана на высотах больше 4000 м.

Наибольшие высоты хребта, на которых отмечены разные виды ржавчинников, были следующие:

Puccinia polygoni-vivipari Karst.	4200 м
P. crepidis-pygmaeae Gaill.	4000 м
P. glumarum (Schm.) Erikss.	3700 м
P. ranunculi Blytt	3700 м
P. expansa Link	3600 м
P. poae-sudeticae Jørstad	3600 м
P. adenophorae Diet.	3500 м
P. cristata Kom.	3500 м
P. monticola Kom.	3500 м
P. saussureae Thüm.	3500 м
Uromyces hedysari-obscuri (DC.) Car. et Picc.	3500 м
Aecidium thalictri-flavi Wint.	3500 м
Puccinia longirostris Kom.	3400 м
Trachyspora alchimillae (Pers.) Fuck.	3400 м
Puccinia anthemidis Syd.	3200 м
Uromyces lapponicus Lagerh.	3200 м
U. polygonii (Pers.) Fuck.	3200 м
Aecidium primulinum Tranzch.	3200 м

Из перечисленных видов значительная часть характеризуется порошащимися, рано прорывающими эпидермис уредо- и телейтокучками. Но встречаются представители и с плотными, часто долго прикрытыми тонкой пленкой эпидермиса телейтокучками. К ним относятся *Puccinia cristata* Kom., *P. longirostris* Kom. и *Uromyces polygoni* (Pers.) Fuck.

Легкую распыляемость и обнаженность телейтокучек для всех видов, встречающихся на больших высотах, отмечал ранее П. Н. Головин (1944) для Памира. Поэтому указания А. А. Ячевского (1933) на то, что в высокогорных областях преобладают прикрытые кутикулой телейтоспоры, образующие твердые коростинки, не являются, вероятно, правильными для всех районов.

Первое появление ржавчинных грибов нами отмечено в конце апреля; в это время мы обнаружили *Puccinia glumarum* (Schm.) Erikss. et Henn. (зимующая уредостадия)

в посевах озимой пшеницы. Затем количество этих грибов начинает нарастать, что видно из следующих данных:

Месяцы	Количество собранных видов
Апрель	1
Май	11
Июнь	34
Июль	20
Август	38
Сентябрь	18
Октябрь	4

По сравнению с другими районами Средней Азии (Кошкелова, 1955; Калымбетов, 1956), в наших условиях резкой разницы в количестве грибов, появляющихся в пределах всего хребта в первую и вторую половину лета, не наблюдается. Наибольшее их появление нами зафиксировано в июне и августе. Такую периодичность в появлении грибов можно объяснить прежде всего наличием вертикальной поясности в горах. Внизу, по предгорьям и прибрежным равнинам, где условия для развития растений более благоприятные, ржавчина появилась значительно раньше, чем вверху, где к этому времени растительность вступила лишь в первый период вегетации.

Увеличение числа собранных грибов в августе связано с массовым появлением их в поясе еловых лесов, в субальпийском поясе и на сыртах, где к этому времени растительность достигла наибольшего развития и многообразия. В нижней зоне в августе определенная часть растений уже заканчивала вегетацию. Вместе с ними закончили свой цикл и приуроченные к ним ржавчинники.

Таким образом, наблюдающееся запаздывание в развитии растений-хозяев по мере поднятия в горы влечет за собой запаздывание в сроках развития и появления ржавчин.

Интересно, что внизу период развития отдельных стадий грибов растянут, и в их проявлении имеется обычная очередность, в то время как в высокогорье ржавчинники проходят все стадии быстро, компактно, и часто на одном листе можно сразу увидеть все формы спороношений, имеющиеся у данного вида, например у ***Puccinia crepidis-pygmaeae*** **Gaill., *P. saussureae* Thüm., *Uromyces lapponicus* Lagerh., *U. polygoni* (Pers.) Fuck.**

Ржавчинные грибы в условиях Иссык-Кульской котловины наносят значительный ущерб сельскохозяйственным культурам. Среди них главное место занимает желтая ржавчина пшеницы (*Puccinia glumarum* [Schm.] Erikss. et Henn.). По данным А. Г. Поспелова (1951), в благоприятные для нее годы желтая ржавчина понижает урожай отдельных сортов озимых пшениц до 50%. В годы с более жарким летом в западных районах проявляется бурая ржавчина пшеницы (*Puccinia triticina* Erikss.). Нередко встречаются *Puccinia graminis* Pers. и *P. coronifera* Kleb. с их формами, нанося вред главным образом кормовым злакам.

Литература

Выходцев И. В. (1956). Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). — Головин П. Н. (1944). Закономерности распределения микологической флоры на Памире. Изв. Тадж. ФАН СССР, *8*. — Головин П. Н. (1956). Очерк грибной флоры Кара-Кумов. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, *11*, 10. — Естифеев П. Г. (1925). Болезни культурных и дикорастущих растений Джетысуйской области, за период 1922—1924 гг. Список, 1. — Запрометов Н. Г. (1926). Материалы по микофлоре Средней Азии, 1. — Запрометов Н. Г. (1928). Материалы по микофлоре Средней Азии, 2. — Калымбетов Б. К. (1956). Микофлора юго-западной Туркмении. Тр. БИН АН СССР, сер. 2, *11*. — Комаров В. Л. (1895). Паразитные грибы горного Зеравшана. Бот. зап., *IV*, 2. — Кошкелова Е. Н. (1955). Микофлора основных флористических районов Копет-Дага. Диссерт., БИН АН СССР, Л. — Мехтиева Н. А. (1955). Микофлора Куба-Хачмасского массива Азербайджана. Диссерт., БИН АН СССР, Л. — Мурашкинский К. Е. и М. К. Зилинг. (1928). Материалы по микофлоре Алтая и Саян. Тр. Сиб. инст. сельск. хоз. и лесовод., *X*, 1—6. — Неводовский Г. С. (1956). Флора споровых растений Казахстана. *I* (Ржавчинные грибы). — Поспелов А. Г. (1951). Листовые ржавчины пшеницы Фрунзенской и Иссык-Кульской областей, их вредное хозяйственное значение и меры борьбы. Тр. Биолог. инст. Кирг. ФАН СССР, *IV*. — Поспелов А. Г., Н. Г. Запрометов и А. А. Домашова. (1957). Грибная флора Киргизской ССР, *1* (Систематическо-видовой состав и географическое распространение). — Томилин Б. А. (1957). Микромицеты

Курской области. Диссерт., БИН АН СССР, Л. — Траншель В. Г. (1939). Обзор ржавчинных грибов СССР. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Klebahn H. (1914). Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete, *Va*, Leipzig.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 IV 1958).

С. Э. Вомперский

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ *PINUS SILVESTRIS* L. НА ОСУШЕННЫХ ТОРФЯНЫХ ПОЧВАХ

С 7 рисунками

В ботанической и лесохозяйственной литературе накопился обширный материал по строению корневых систем древесных и кустарниковых пород. Однако до сих пор крайне недостаточно освещен вопрос о строении корневых систем древесных пород на осушенных торфяных почвах. По существу, известны лишь данные М. П. Елпатьевского (1949), но они относятся только к ели (*Picea excelsa* Link). Что же касается особенностей корневых систем сосны на осушенных болотах, то в нашей литературе можно лишь найти отдельные замечания по этому поводу (Жудра, 1896; Лейвиков, 1925; Ефремов и др., 1928). Между тем этот вопрос представляется весьма важным в связи с тем, что с каждым годом увеличивается объем лесоосушительных мелиоративных работ.

В настоящей статье приводятся результаты наших исследований строения корневых систем сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) при различной интенсивности осушения торфяных почв. Изучались одновозрастные культуры сосны в Рощинском лесхозе и молодняки в Выборгском и Лужском лесхозах Ленинградской области.

Приводим кратко методику работы. На выбранных объектах закладывались пробные площади, ограниченные с двух сторон канавами, а с двух других — визирками (в одном случае пробная площадь была заложена возле канавы); пробные площади разбивались линиями, параллельными канавам, на равные участки, различно удаленные от канав. На каждом таком участке производился сплошной учет деревьев по элементам леса, измерялась высота учетных деревьев, замерялся уровень грунтовой воды, проводилось почвенное исследование и геоботаническое описание, а также раскопки корневых систем. Для исследования корней выбирались деревья, относящиеся к нескольким ступеням толщины, преобладающим в данных участках леса. Выкопка производилась путем послойного освобождения корней от торфа. Затем делались все необходимые замеры, описание, зарисовка и фотографирование. Всего было исследовано 70 корневых систем. Приводим краткую характеристику объектов исследования (табл. 1). Пробные площади №№ 2, 5 и 6, где проведена основная масса раскопок, расположены на достаточно однородных торфяных почвах, очень близких по зольности. По ботаническому составу торфообразователей данные болота относятся к переходному типу.

Прежде чем перейти к изложению результатов исследования корневых систем сосны на осушенных болотах, отметим кратко, для сравнения, основные особенности строения ее корней на подзолистых и болотных почвах Ленинградской области. Известно, что корневая система сосны обыкновенной, обладая большой пластичностью, имеет различное строение в зависимости от почвенных условий. Так, на дерновоподзолистых и подзолистых почвах Ленинградской области ее строение определяется степенью дренированности почв. По исследованиям Н. Ф. Светлова (1931), на хорошо дренированной подзолистой почве корни сосны в возрасте 25 лет проникают на глубину 2 м и более, однако основная масса мелких сосущих корней бывает сосредоточена в верхнем горизонте почвы мощностью 20—30 см. По другим исследованиям (Огиевский, 1954), проведенным в культурах сосны 16—20-летнего возраста в сосняках кисличниках, черничниках, брусничниках, долгомошниках, вересково-сфагновых и в переходных к ним типах леса, главная масса корней находится в верхнем 10-сантиметровом слое почвы. На хорошо дренированных почвах сосна образует второй ярус горизонтальных корней, отходящих от стержневого корня на глубине 20—40 см и приуроченных к ортзандовым и глинистым прослойкам. На почвах с плохим дренажем она образует поверхностную корневую систему со слабым развитием вертикальных корней.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пробных площадей и древостоев на них

№№ пробных площадей	Местоположение	Древостой	Расстояние между канавами (в м)	Глубина торфа (в см)	Средние диаметры стволов (*d*), высоты (*h*) и бонитеты		Количество выкопанных корневых систем
					в приканавных участках	в центральных участках между канавами	
6	Рощинский лесхоз.	10С, 19 лет, рядовая культура; размещение сосен 1.6 × 1.6 м.	130	110	$d = 6.5$ см, $h = 6.3$ м, II бонитет.	$d = 6.8$ см, $h = 5.8$ м, II бонитет.	24
5	То же.	10С, 19 лет, гнездовая культура; размещение гнезд 1.6 × 1.6 м.	130	110	$d = 5.7$ см, $h = 6.15$ м, II бонитет.	$d = 4.9$ см, $h = 5.2$ м, II.5 бонитет.	16
2	»	10С, 19 лет, рядовая культура; размещение сосен 1.6 × 1.6 м.	55	100	$d = 8.2$ см, $h = 7.6$ м, I бонитет.	$d = 7.8$ см, $h = 7.0$ м, I бонитет.	16
1	»	10С + Б, 22 года, древостой естественного происхождения.	60	40	$d = 6.0$ см, $h = 6.1$ м. II бонитет.	$d = 5.8$ см, $h = 6.0$ м, II бонитет.	7
8,9	Выборгский лесхоз.	10С + Б, 40 лет, древостой естественного происхождения.	Одна канава.	40—150	$d = 5.0$ см, $h = 10.4$ м, III бонитет.	—	7

В условиях избытка влаги многие древесные породы, например ель, осина, береза, кедр и другие, способны образовывать придаточные корни (Тимофеев, 1928; Сукачев, 1934; Елпатьевский, 1949; Тыртиков, 1951; Кощеев, 1953; Красильников, 1956, и др.). Считается, что сосна дает придаточные корни значительно реже. По нашим наблюдениям, на сфагновых болотах, прирастающих в высоту на 1.0—1.5 см в год, в условиях постоянного избытка влаги придаточные корни у сосны — явление не единичное. Так, раскопки корневых систем этой породы в возрасте 10—25 лет на одном из болот Рощинского лесхоза обнаружили, что 11% выкопанных деревьев имели придаточные корни.

Проведенное исследование на пушицево-осоково-сфагновых болотах показало, что сосна, обладая в этих условиях исключительно поверхностной корневой системой, часто образует корни второго и третьего порядка, растущие кверху. Это происходит вследствие постепенного погребения корневой системы в нарастающем мхе, в связи с чем она оказывается в зоне постоянного наличия почвенно-грунтовых вод. Поэтому корни второго и третьего порядка, образующиеся позже, а также придаточные корни, растут вверх, попадая таким образом в слой почвы, где имеется значительно лучший водный и пищевой режимы (рис. 1). Явление роста корней сосны вверх на болотах нам неоднократно приходилось наблюдать у деревьев в возрасте 10—20 лет.

Стержневой корень у сосны на болоте или отсутствует, или существует лишь первые 10—15 лет жизни, после чего обычно отмирает. Для сосны здесь характерно также наличие искривленной части ствола, находящейся в моховом очесе.

Иначе развивается корневая система сосны на мелиорированном болоте. В результате понижения уровня почвенно-грунтовых вод значительно увеличивается зона распространения корней вглубь. Отдельные корни достигают глубины 0.5—0.6 м. Основная масса корневых окончаний располагается в верхнем слое почвы, мощность которого колеблется от 10 до 20 см в зависимости от интенсивности осушения и удаленности деревьев от канав. Стержневой корень у сосны на осушенном болоте развивается весьма специфически. Он имеет вид толстой, мало сбежистой «редьки», тупо оканчивающейся на известной глубине от поверхности и дающей характерную густую «щетку» горизонтальных тяжей, толщиной 0.3—1.0 см и длиной до 0.5—0.6 м (рис. 2). Глубина проникновения стержневого корня определяется уровнем воды, а своеобразная форма зависит от особенностей его развития. В первые 3—5 лет, как показали наши раскопки, сосенки дают нормальный стержневой корень, внешне не отличающийся от обычного корня на суходоле. Дойдя до глубины наиболее низкого в течение вегетационного периода уровня грунтовых вод, корень прекращает рост вглубь и дает горизонтально расположенную щетку мелких корней. В дальнейшем стержневой корень растет лишь в толщину, поэтому с возрастом он приобретает вид толстой, малосбежистой «редьки». В отличие от неосушенных болот, на мелиорированных болотах прикомлевая часть ствола сосны не имеет искривлений.

Наряду с отмеченными выше общими чертами, свойственными корневым системам сосен на осушенных болотах, деревья эти могут отличаться по характеру развития стержневого корня, глубине распространения корней, интенсивности ветвления и т. д. По особенностям развития стержневого корня сосны в возрасте 20—40 лет нами были выделены у нее следующие 5 типов корневых систем (рис. 3):

тип *А* — стержневой корень идет вертикально вниз; конец его тупой или с укороченными развилками, от него отходит горизонтальная щетка корневых тяжей;

тип *Б* — стержневой корень такой же формы, как корень типа *А*, или более сбежистый, но идет наклонно вниз;

тип *В* — стержневой корень на глубине 10—20 см резко изгибается и идет в горизонтальном направлении постепенно сходя на нет и образуя метелку корневых окончаний;

тип *Г* — стержневой корень представлен несколькими, идущими вглубь короткими корешками, концы которых сильно ветвятся; каждый такой корешок имеет вид «лапы»;

тип *Д* — стержневой корень отсутствует или имеет вид поверхностного корня 1-го яруса.

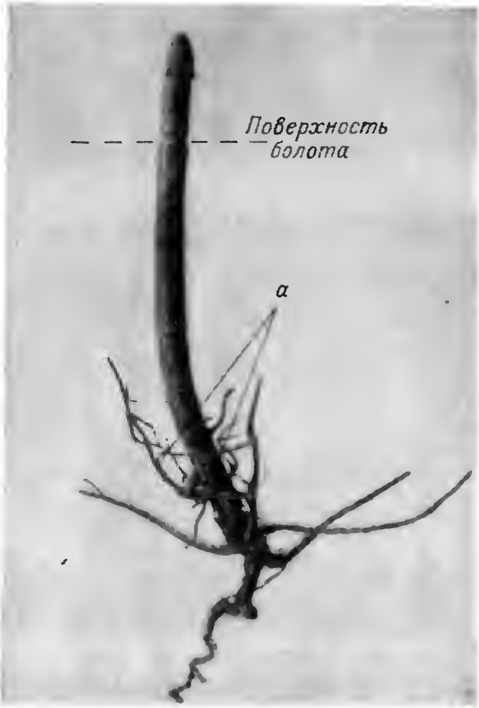


Рис. 1. Рост корней *Pinus silvestris* L. на неосушенном болоте кверху; хорошо заметны придаточные корни (*а*). (Ленинградская обл., Рощинский лесхоз, 1954 г.).

Корневые системы типов *А* и *Б* проникают вглубь до 30—55 см, типов *В* и *Г* — до 20—35 см, типа *Д* — до 15—20 см.

Нами был проведен суммарный подсчет количества корневых систем различных типов по всем исследованным участкам.

ТАБЛИЦА 2

Распространенность корневых систем сосны различных типов в зависимости от степени удаленности от канав

Местоположение раскопок	Процент корневых систем различных типов от их общего числа					
	А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	итого
В приканавных участках и во всем межканавном пространстве при расстоянии между канавами 55 м	42	27	8	8	15	100
В середине между канавами при расстоянии между канавами 130 м . . .	14	14	21	8	43	100

Как видно из табл. 2, на участках более интенсивно осушавшихся (верхний ряд цифр) преобладают типы *А* и *Б*, т. е. наиболее глубокие корневые системы с хорошо развитым стержневым корнем. Тип *Д*, характеризующийся самой мелкой корневой системой, находится здесь в наименьшем количестве, так как типы *В* и *Г* по глубине проникновения стержневого корня относятся к одной группе и в сумме составляют 16%.

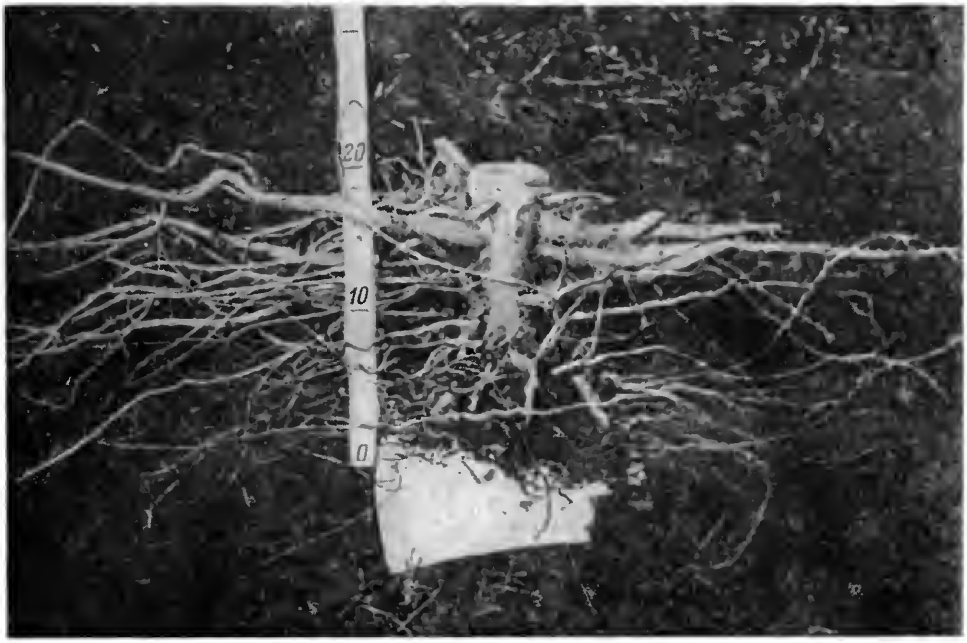


Рис. 2. Корневая система *Pinus silvestris* L., выросшей на осушенном болоте. (Ленинградская обл., Рощинский лесхоз, 1954 г.).

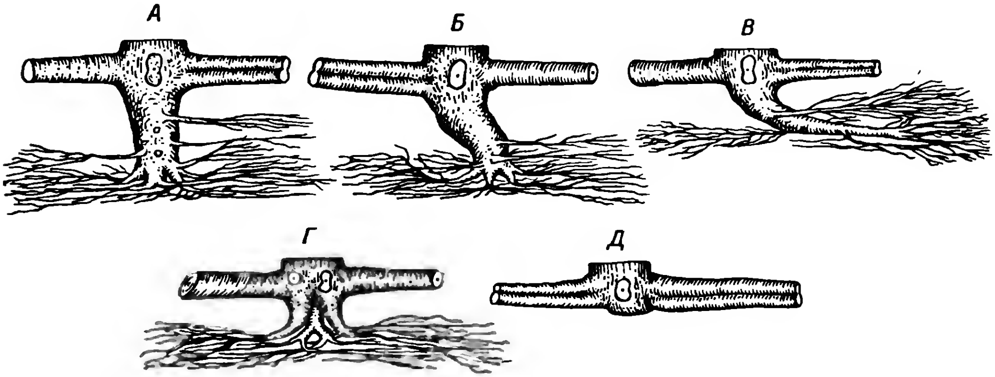


Рис. 3. Схема различных типов корневых систем *Pinus silvestris* L. на осушенных болотах. Типы *А* и *Б* характерны для наиболее осушенных участков, типы *В* и *Г* — для менее осушенных; тип *Д* чаще встречается в середине участка между канавами, где находится самый высокий уровень почвенно-грунтовых вод.

Для участков менее осушенных, расположенных в середине между канавами (нижний ряд цифр) наиболее характерен тип *Д*, к которому относится 43% корневых систем; следовательно, в середине между канавами при расстоянии между ними, равном 130 м, сосна начинает страдать от высокого уровня грунтовых вод.

В процессе обработки полевых материалов выяснилась интересная связь между глубиной проникновения корней и диаметром дерева на высоте груди. В приканавных участках при расстоянии между канавами, равном 130 м и на всей пробной площади, когда расстояние между канавами составляет 55 м, глубина проникновения корней сосны обнаруживает очень близкую к прямой зависимость от диаметра дерева: чем больше диаметр, тем глубже проникают корни в грунт, но до известного предела. Так, по материалам пробной площади № 6, мы вычислили, что для указанной зависимости (соотношения) коэффициент корреляции $r=0.71$, ошибка коэффициента корреляции $m_r=0.157$ и достоверность $\frac{r}{m_r}=4.52$. Аналогичные показатели были получены по другим пробным площадям. Как видно из приведенных данных, связь между глубиной проникновения корней дерева и его диаметром на высоте груди довольно значительная, а достоверность коэффициента корреляции достаточная. Однако для отдаленных от канав участков, где в течение вегетационного периода уровень грунтовых вод выше, эта зависимость не была обнаружена. Здесь более крупным деревьям соответствует более интенсивно ветвящаяся корневая система при той же приблизительно глубине распространения корней, что и у деревьев меньших размеров.

В отношении самых нижних корневых окончаний следует заметить, что, по-видимому, даже в приканавных участках они «работают» только в наиболее сухое время сезона. Об этом свидетельствует расположение главной массы мелких корней все-таки в верхнем 10—20-сантиметровом слое. Тем не менее, деревья с более толстым стволом, как более глубоко укореняющиеся, оказываются в более выгодном положении благодаря периодическому питанию посредством самых глубоких корней. Следует отметить, что у всех изученных деревьев корни, залегающие на глубине 20 см и ниже, располагались в слабо разложившемся торфе и, несмотря на это, по-видимому, приспособились к усвоению из него некоторых элементов пищи.

В табл. 3 приведены средние глубины распространения корней в зависимости от удаленности деревьев от канав.

Как видно из этой таблицы, на пробных площадях № 1 и № 2 (расстояние между канавами 60 и 55 м) при удалении от канав глубина корней не меняется, так как благодаря небольшому расстоянию между канавами уровень грунтовых вод везде приблизительно одинаков. На пробной же площади № 5 (расстояние между канавами 130 м) по мере удаления от канав намечается уменьшение глубины распространения корней; но на характере развития корней тут еще сказался гнездовой способ создания культур, поэтому данная пробная площадь не показательна. Наконец, данные пробной площади № 6 (расстояние между канавами 130 м) показывают вполне заметное уменьшение глубины проникновения корней при удалении от канав.

Сравнивая средние глубины проникновения корней при различной интенсивности осушения в одновозрастных культурах, созданных одним и тем же способом и на одинаковых торфяных почвах (пробные площади № 2 и № 6), мы видим, что кажущаяся незначительной разница в глубине проникновения корней (41 — 31=10 см) влечет за собой разницу в один класс бонитета (табл. 1).

Раскопки в 40-летних молодняках сосны, выросшей после осушения, показали, что глубина проникновения ее корней примерно такая же, как и у сосны в 20-летнем возрасте; корни в первом случае отличаются только большей мощностью. Значит, при обычной глубине канав в 0.7—0 9 м глубина распространения корней достигает своего предела в I классе возраста.

ТАБЛИЦА 3

Средние глубины (в см) распространения корней сосны обыкновенной на осушенных торфяных почвах

Местоположение участков	Пробные площади			
	№ 2	№ 1	№ 5	№ 6
Приканавные участки	41 (20—55)	40 (20—50)	33 (23—45)	33 (15—45)
Промежуточные участки (между приканавными и центральными)	—	—	—	31 (15—40)
Центральные участки (в середине между канавами)	41 (28—55)	40 (20—50)	32 (20—40)	28 (15—40)
Средняя глубина по всей пробной площади	41	40	32	31

Примечание. В скобках указаны минимальные и максимальные значения глубин.

Глубина проникновения корней даже при наиболее интенсивном осушении, при расстоянии между канавами 55 м, составляла в среднем 41—45 см; из этого следует, что для прогноза эффективности будущего осушения образцы торфа для анализа надо брать до глубины, не превышающей 50—60 см, учитывая и осадку торфа. Образцы торфа, взятые с бо́льших глубин, будут говорить лишь о потенциальном запасе питательных веществ, которые находятся на корненедоступной глубине и, очевидно, не могут быть использованы древесными породами.

При производстве раскопок корневых систем сосны на осушенных торфяных почвах была вскрыта специфическая особенность формы поверхностных опорных (скелетных) корней. Большинство скелетных корней у многих деревьев имело в поперечном сечении форму «восьмерки» или «двутавровую». Если на такой корень смотреть сбоку (рис. 4 и 5) то кажется, что он образовался из двух сросшихся корней, расположенных один над другим. Однако на поперечном срезе двутаврового корня имеется только один центр нарастания, расположенный в середине, с четкими годичными слоями, широкими в более удаленных от центра участках ствола и суживающимися к центру (рис. 6, формы *IV* и *V*). Ствол в поперечном сечении имеет двутавровую форму, начиная от шейки корня; в зависимости от размеров последнего такая форма бывает заметной на протяжении до 1 м и более. Стержневой корень, превратившийся в поверхностный корень 1-го или 2-го яруса, также обычно несет на себе следы двутавровости. Двутавровую форму поверхностных опорных корней мы констатировали и у березы на торфяных почвах.

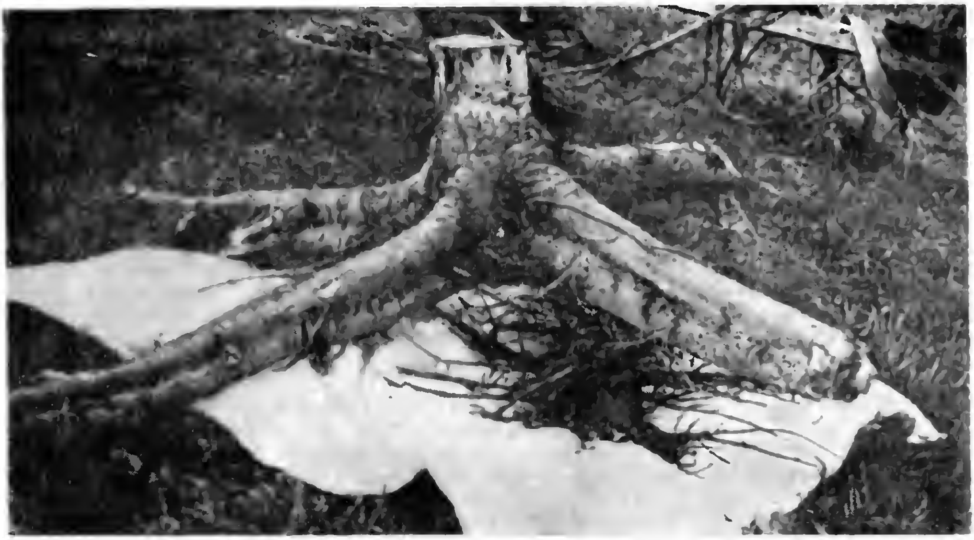


Рис. 4. Двутавровые опорные (скелетные) корни у *Pinus silvestris* L. 40-летнего возраста. Двутавровость заметна и у корней второго порядка. (Ленинградская обл., Лужский лесхоз, 1954 г.).

Какова же причина образования подобных корней? Поскольку такие корни в аналогичных условиях среды встречаются и у березы, они не являются видовой особенностью, присущей только сосне обыкновенной на торфяных почвах. Следовательно, имеется общая причина образования двутавровых корней у разных пород. Эту причину мы видим в почвенных условиях. Известно, что на осушенных торфяных почвах сосна не отличается ветровальностью, хотя такие почвенные условия, казалось бы, более других располагают к ветровалу.

С точки зрения условий, приводящих к ветровальности, осушенные торфяные почвы характеризуются двумя особенностями: во-первых, они обусловливают возникновение резкой диспропорции между ростом надземной части дерева в высоту и подземной в глубину и, во-вторых, для таких почв характерна рыхлость субстрата, в котором располагаются корни. Последнее обстоятельство, являясь причиной слабого закрепления корней в торфяной почве, можно полагать, оказывает решающее воздействие на образование двутавровых корней, так как на плотных сырых минеральных почвах двутавровость обычно не возникает, несмотря на наличие резкой диспропорции между глубиной укоренения и высотой деревьев.

Все корни дерева располагаются в рыхлом и упругом субстрате (торфе), а высота дерева, определяющая длину надземного рычага, воспринимающего ветровые нагрузки, в несколько десятков раз превышает глубину корней — подземного рычага;[1] поэтому даже легкое дуновение ветра приводит в движение все корни, и в первую очередь поверхностные.

Так как абсолютно безветренных дней почти не бывает, то поверхностным скелетным корням постоянно приходится испытывать механическое раздражение и работать на изгиб. При этом нижняя и верхняя половины одного и того же корня испытывают попеременно то сжатие, то растяжение (рис. 7).

Указанный характер механического воздействия, а также, возможно, и другие причины, вызывают такую деятельность камбиального слоя, которая создает наиболее экономную и прочную конструкцию корня, лучше всего противодействующую его перелому, т. е. двутавровую. Недаром и в технике давно применяют двутавровые балки, рельсы и т. д.

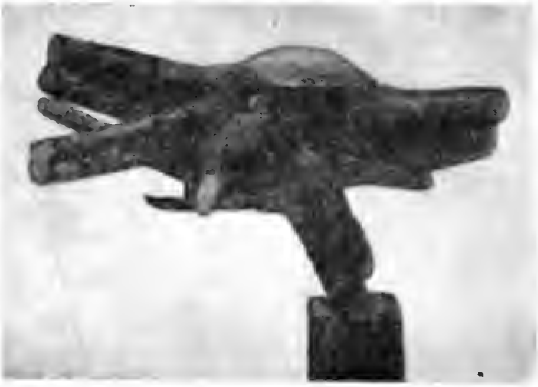


Рис. 5. Корневая система *Pinus silvestris* L.; все опорные корни двутавровые. (Ленинградская обл., Выборгский лесхоз, 1954 г.).

Наряду со скелетными корнями двутавровой формы, значительное место занимают корни других форм, характерной чертой которых является вытянутость вдоль вертикальной оси на поперечном срезе. На рис. 6 представлены все основные формы поперечных срезов опорных корней.

Как уже отмечалось, чаще всего встречаются формы *IV* и *V*. Так, на пробной площади № 2 из 16 выкопанных деревьев у 15 (96%) были обнаружены двутавровые (*IV* и *V*) корни, а средний процент их от всех опорных корней составил 66. Остальные 34% приходились в убывающем порядке на формы *II*, *I*, *III*. На пробной площади № 6 у 20 деревьев, из 24 выкопанных, среди опорных корней были формы *IV* и *V*, а средний процент их составлял 61. Аналогичные результаты получены и по другим пробным площадям. Двутавровость развивается с возрастом, по мере развития диспропорции между надземной и подземной частями дерева. В молодом возрасте корень имеет округлую форму, затем приобретает эллипсовидно-вытянутую округло-прямоугольную и, наконец, двутавровую, — таков путь развития двутавровой формы, судя по годичным слоям на поперечном срезе корня.

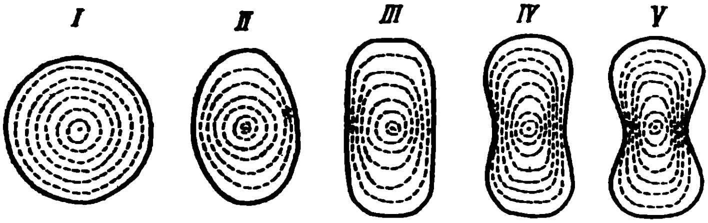


Рис. 6. Формы поперечных срезов опорных корней *Pinus silvestris* L. на осушенных торфяных почвах.

I — округлая; *II* — эллипсоидальная; *III* — плоская; IV — слабовыраженная двутавровая; *V* — двутавровая. Наибольшее распространение имеют формы *III*, *IV* и *V*.

На основании всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. На осушенных торфяных почвах у сосны формируется корневая система, отличная по своему строению от корневых систем на подзолистой и болотной почвах. В первые 3—5 лет жизни сосна на осушенной торфяной почве дает нормальный стержневой корень. С возрастом он приобретает вид толстого, укороченного стержня, с отходящими от его конца во всех направлениях горизонтальными корнями.

---

[1] Так, на пробной площади № 6 средняя высота сосен равнялась 6.1 м, а средняя глубина проникновения корней 0.31 м.

2. Глубина проникновения корней сосны, выросшей после осушения при обычной глубине канав 0.7—0.9 м, достигает своего предела в I классе возраста. Чем интенсивнее осушение, тем глубже проникают корни сосны и тем лучше ее рост. Однако даже при частой сети канав (при расстояниях между ними 55 м) корни сосны распространяются не глубже 40—50 см от поверхности. Основная же масса мелких, наиболее активных корней располагается в верхнем слое торфа мощностью 10—20 см; распределение их колеблется в указанных пределах в зависимости от интенсивности осушения и удаленности деревьев от канав.

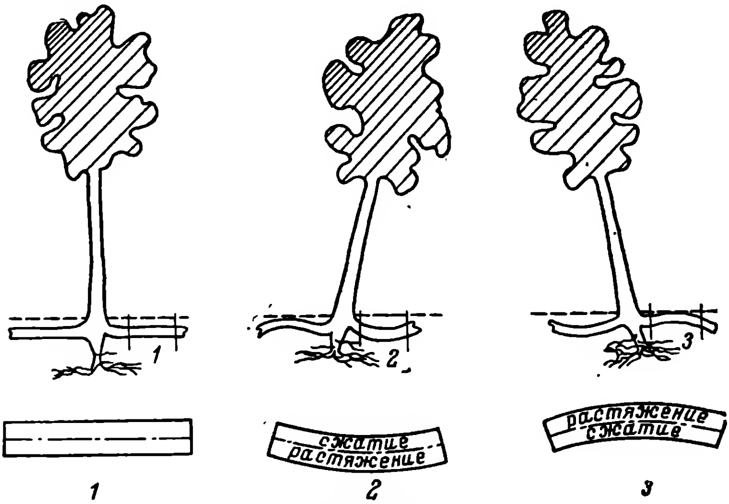


Рис. 7. Раскачивание деревьев ветром и упругая деформация опорных корней *Pinus silvestris* L. (Схема).

1 — спокойное положение опорного корня при отсутствии ветра; 2 — при наклоне дерева правый опорный корень в верхней половине испытывает сжатие, а в нижней растяжение; 3 — при наклоне дерева в другую сторону правый опорный корень испытывает в верхней половине растяжение, а в нижней сжатие.

3. При значительном расстоянии между канавами (130 м), с удалением от них к центру участков число деревьев, относительно глубоко укореняющихся и с ясно выраженным стержневым корнем (типы *А* и *Б*), падает; в середине между канавами преобладают деревья с поверхностной корневой системой. При малом расстоянии между канавами (55 м), на всем межканавном пространстве преобладают более глубоко укореняющиеся деревья с хорошо развитым стержневым корнем. В приканавных участках, при расстоянии между канавами 130 м, и на всей осушаемой площади, при расстоянии между канавами 55 м, наблюдается следующая зависимость: чем больше диаметр дерева, тем глубже проникают его корни, но все же до известного предела.

4. На осушенных торфяных почвах сосна образует поверхностные опорные корни двутавровой формы. Такие корни развиваются с возрастом, по мере увеличения диспропорции между глубиной укоренения и высотой дерева. Наряду с корнями двутавровой формы значительное место занимают корни других форм, характерной чертой которых является вытянутость вдоль вертикальной оси (на поперечном сечении).

Литература

Елпатьевский М. П. (1949). Мелиорация заболоченных ельников. Сб. «Исследования по лесному хозяйству». Центр. н.-и. инст. лесн. хоз. — Ефремов А. И., В. Н. Белобородов и А. В. Фомичев. (1928). Влияние осушения на возобновление и рост лесных насаждений. Матер. по опытно-мелиоративн. делу, *I*. — Жудра П. И. (1896). Об осушительных работах в центральных губерниях и о влиянии канализации на лесную растительность. Лесн. журн., 1. — Кощеев А. Л. (1953). Лесоводственное значение придаточных корней древесных пород в условиях заболачивания лесосек. Тр. Инст. леса АН СССР, *XIII*. — Красильников П. К. (1956). Придаточные корни и корневая система у кедра в центральных Саянах. Бот. журн., 8. — Лейвиков М. О. (1925). Влияние каналов на прирост древесины. Научно-исслед. работы Наркомзема БССР, *1*. — Огиевский В. В. (1954). Строение корневых систем в культурах сосны Ленинградской области. Автореферат диссертации, Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, Л. — Светлов Н. Ф. (1931). Исследование влияния условий местопроизрастания на корневую систему сосны в институтском учебном леспромхозе. Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, *1*. — Сукачев В. Н. (1934). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Тимофеев В. П. (1928). К вопросу о лесоводственных свойствах ели по наблюдениям в Брянском опытном лесничестве. Сб. «Брянский край», *2*. — Тыртиков А. П. (1951). Распределение корневых систем деревьев на северном пределе лесов. Вестн. Моск. гос. унив., 10.

Институт леса
Академии наук СССР,
с. Успенское Московской обл.

(Получено 22 II 1957).

Г. В. Делле

ГИНКГОВЫЕ (*GINKGOALES*) ИЗ ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ТКВАРЧЕЛЬСКОГО УГЛЕНОСНОГО БАССЕЙНА В ЗАКАВКАЗЬЕ

С 5 рисунками и 2 таблицами рисунков

Растительные остатки из юрских отложений Ткварчельского угленосного бассейна были описаны еще А. Сьюрдом (1907), а впоследствии несколько полнее В. Д. Принадой (1933). Однако приводимые этими авторами списки ископаемых растений, включая и гинкговые, далеко не исчерпывают видового состава юрской флоры Ткварчельского района и основаны на небольших сборах, произведенных геологами при полевых исследованиях. В частности, Сьюорд упоминает лишь о единственном отпечатке обрывка листа гинкгового, предположительно отнесенном им к роду *Baiera*, а Принада описывает только два вида этого рода, которые подверглись переработке автором данной статьи.

Осенью 1955 г. и летом 1957 г. нами были проведены специальные сборы в районе пяти угленосных площадей Ткварчельского бассейна, которые значительно увеличили видовой состав ископаемой флоры, а также дали возможность уточнить характеристику ранее описанных видов гинкговых на основе изучения эпидермального строения листьев.

Находка гинкговых в юрских отложениях Закавказья представляет определенный интерес, так как принято считать, что для юрских флор гондванского типа (к которым относится и среднеюрская флора Ткварчельского бассейна) с преобладанием филлоспермид (цикадофитов) присутствие гинкговых не характерно.

Кроме того, находка представителей порядка *Ginkgoales* в Ткварчели имеет чисто географическое значение и говорит о том, что в юрское время они доходили и до Кавказа. Мезозойская флора Ткварчельского каменноугольного месторождения обладает чрезвычайно своеобразным составом. Настоящая статья является лишь небольшой частью работы, посвященной изучению этой флоры.

Ниже приводятся описания четырех видов гинкговых из среднеюрских отложений Ткварчельского угленосного бассейна.

Ginkgo digitata (Brongn.) Heer

(Табл. I, фиг. 1—7)

1830. *Cyclopteris digitata* Brongniart, p. 219, pl. LXI-bis, fig. 2,3.
1876. *Ginkgo digitata* Heer, p. 40, Taf. VIII, fig. 1, *a*; Taf. X, fig. 1—6.

Местонахождение. IV угленосная площадь, р-н Ходжали, левый берег р. Цакестау-Адзых, обр. 8.

Диагноз вида. «. . . с трудом можно найти достаточно признаков, на которых основан этот вид» (Томас, 1911 : 26). Под этим названием большей частью описываются отпечатки листьев, характеризующиеся различной величиной и слабой рассеченностью листовой пластинки, как правило разделенной серединным вырезом на две лопасти, каждая из которых в свою очередь делится на многочисленные более мелкие лопасти с тупо срезанной или округлой верхушкой. Форма основания также не является константным признаком и варьирует от узко- до широко-клиновидной. Объем этого вида понимается различными авторами по-разному.

Описание материала. В коллекции имеется семь отпечатков листьев данного вида из одного местонахождения, несколько отличающихя по своим размерам и внешнему облику. Однако эти различия не настолько глубоки, чтобы их отнести к видовым.

Образцы, изображенные на табл. I, фиг. 5 и 6, представляют собой довольно крупные черешковые веерообразные листья, 40—50 мм длиной и 45—55 мм шириной. Листовая пластинка не больше чем на 1/3 рассечена на многочисленные доли, число которых не постоянно. Черешок листа толстый (около 2.5 мм), длина сохранившейся части 2.5—3 см (табл. I, фиг. 4 и 6). Жилкование обычное для листьев гинкго. Жилки грубые, неоднократно вильчато делящиеся. Очень близок к вышеописанным образцам отпечаток, представленный на табл. I, фиг. 3. Последний отличается только своим неровным рваным краем, что, вероятно, явилось результатом механического повреждения при переносе листа до его захоронения.

Образцы, представленные на табл. I, фиг. 1 и 2, отличаются от предыдущих только меньшим количеством долей листа и размером листовой пластинки (длина 20—25 мм, ширина 25—30 мм). Несколько сильнее отличается другой образец, представленный на табл. I, фиг. 7. Он имеет сердцевидное основание и слегка закругленные лопасти, чем сильно напоминает более молодой вид *Ginkgo adiantoides* Ung. et Schapar. (Шапаренко, 1936). Однако подобные же отпечатки были описаны Сьюордом под названием *Ginkgo digitata* (Seward, 1919; p. 17, fig. 735, *c*; p. 19, fig. 637).

Отсутствие фитолейм на отпечатках не дает возможности изучить эпидермальное строение, что могло бы послужить надежным критерием для более точного установления сходства или различия описанных форм.

Сходство и отличие. Все имеющиеся в нашей коллекции образцы относятся к одному виду *G. digitata*, так как каждому из представленных отпечатков мы находим аналога, описанного у разных авторов под этим названием. В пользу этого также говорит выделение всех отпечатков из одного слоя батского яруса средней части угленосной свиты в одном местонахождении и возможность значительной морфологической изменчивости формы листовой пластинки у современного вида *G. biloba* L.

Однако то, что *G. digitata* является сборным видом, и под его названием описываются различные формы, свидетельствует о возможной принадлежности обр. 8-60 (табл. I, фиг. 7) к самостоятельному виду.

Обр. 8-59 и 8-61 (табл. I, фиг. 1 и 2) наибольшее сходство имеют с формой, описанной В. Д. Принадой из Черновских копей Восточного Забайкалья (1951 : 18, табл. V, фиг. 4); обр. 8-62 (табл. I, фиг. 5) — с образцом из Каменки (Томас, 1911 : 26, табл. IV, фиг. 7); обр. 8-57 — с отпечатком, изображенным у Сьюорда (Seward, 1919 : 20, фиг. 638).

Синонимика, за исключением первоисточников, и геологическое распространение вида не приводятся из-за недостаточной изученности реального объема вида.

Baiera inaequilobata Delle sp. nov.

(Табл. I, фиг. 8, 9; рис. 1, 2)

1933. *Baiera* sp. Принада, стр. 27, табл. II, фиг. 7.

Местонахождение. II угленосная площадь, шахта № 3, левый берег р. Хели-Квара, обр. 13.

Голотип происходит из среднеюрских отложений (батский ярус, угленосная свита) левого берега реки Хели-Квара, обр. 13-137.

Диагноз вида. Листья 6-лопастные, симметричные, с постепенно суживающимся основанием. Угол расхождения краевых лопастей листа 70—80°. Лопасти линейноланцетные со слегка приостренной верхушкой; краевые доли листа длиннее средних. На ширину лопасти (3.2—5 мм) приходится 8—10 параллельных жилок. Длина листовой пластинки 35—45 мм, ширина 40—45 мм. Эпидерма состоит из изодиаметрических клеток с прямыми стенками. Жилкам соответствуют ряды узких удлиненных клеток. Устьица гаплохейльного типа, беспорядочно ориентированы по отношению к длине листа, погруженные, почти округлые, окаймлены кольцом из шести треугольных побочных клеток, на верхней поверхности листа отсутствуют (?).

Описание материала. На табл. I, фиг. 8 и на схематическом рис. 1 виден 6-лопастный лист с подогнутыми под левую крайнюю лопасть двумя средними долями. Листовая пластинка наиболее глубоко рассечена в средней части на две половины, каждая из которых в свою очередь делится на три лопасти шириной 3—5 мм. Вторичное деление листа не заходит так глубоко и происходит в обеих симметричных половинах на одном уровне (Принада, 1933, табл. II, фиг. 7). Характерной особенностью описываемого вида является сочетание неравнолопастности (отсюда видовое название) с определенным количеством жилок (8—10 или 12 в зависимости от ширины лопасти) в каждой из краевых долей, причем крайние доли листа длиннее средних. Строение эпидермы листьев кратко описано в диагнозе вида. Из деталей строения необходимо отметить, что изодиаметрические клетки, слагающие эпидерму, не имеют ни волосков, ни бородавочек, ни папилл, а побочные клетки устьиц несколько утолщены со стороны, обращенной к устьичной щели (табл. I. фиг. 9). Из-за сильной обугленности были изучены лишь очень небольшие обрывки эпидермы, отличающейся плохой сохранностью. Вследствие этого не удалось достоверно установить наличие или отсутствие устьиц на верхней поверхности и количество удлиненных клеток в тех участках эпидермы, которые расположены над жилками.

Сходство и отличие. Данный вид описывается на основании изучения отпечатка 108-4291 из коллекции В. В. Мокринского (хранится во Всесоюзном геологическом институте в Ленинграде), фигурирующего у В. Д. Принады (1933 : 27, табл. II, фиг. 7) под названием *Baiera* sp., и единственного собранного автором обр. 13-137, представляющего собой отпечаток и противоотпечаток. Принада отмечал возможность принадлежности вышеуказанного образца к новому виду, но из-за его неполной сохранности не смог дать более точного определения.

Вторичная находка в пределах одной и той же угленосной площади отпечатка, идентичного с образцом Принады, но несколько лучшей сохранности, а также своеобразный облик и отсутствие сходства с известными нам в литературе видами р. *Baiera* склоняют нас к необходимости выделения нового вида.

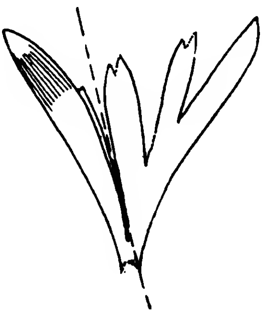


Рис. 1. *Baiera inaequilobata* Delle sp. nov., отпечаток листа, голотип. (Обр. 13-137, натур. вел.).

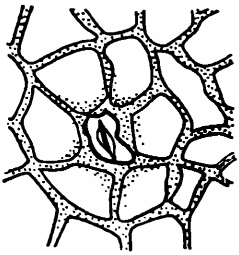


Рис. 2. Устьице *Baiera inaequilobata* Delle sp. nov. (Увел. 470).

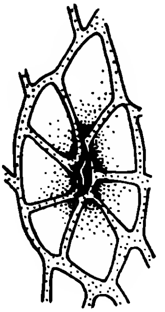


Рис. 3. Устьице *Sphenobaiera colchica* (Pryn.) Delle comb. nov. (Увел. 470).

Принадлежность описываемого вида к *Baiera*, а не к *Ginkgo*, не вызывает сомнений. Об этом свидетельствуют очертание лопастей, наличие только простых жилок в конечных долях, а также некоторые черты строения эпидермы.

В известной нам литературе не найдено достаточно близкого вида из рода *Baiera*, с которым можно было бы отождествить кавказский образец. Наибольшее сходство его по облику листовой пластинки наблюдается с *B. guilhaumati* Zeiller (1902—1903 : 205, табл. I, фиг. 16—19), но отсутствие у последней более длинных и широких краевых лопастей, а также меньшее количество жилок в лопасти не дают возможности отождествлять эти виды.

Геологическое распространение. Среднеюрские отложения (батский ярус, угленосная свита) Ткварчельского бассейна (рр. Большой Махме и Хели-Квара).

Sphenobaiera colchica (Pryn.) Delle comb. nov.

(Табл. II, фиг. 1—9; рис. 3)

1933. *Baiera colchica*. Принада, стр. 26, табл. III, фиг. 5—6.

Местонахождение. III угленосная площадь, правый берег р. Гализги между устьями рр. Псидзы-Квара и Хунза-Квара, обр. 9-10.

Описание материала. В коллекции имеются многочисленные отпечатки листьев данного вида. На табл. II (фиг. 1—6) представлены его различные морфологические вариации. Чаще всего листовая пластинка почти до самого основания рассечена на 4 или 8 узколинейных, слегка суживающихся кверху лопастей с приостренной верхушкой; однако встречаются и не отмеченные ранее двухлопастные формы (табл. II, фиг. 6, *б*, *в*). Степень рассеченности листа в пределах описываемого вида, по-видимому, объясняется разновозрастностью листьев и различным положением на дереве, которое они занимали. Необходимо отметить, что узкоклиновидные листья, как правило, 2- или 4-лопастные, в то время как листья с раскидистой пластинкой имеют 8 лопастей. Угол расхождения краевых долей листа у 4-лопастных форм 25—40°, а у 8-лопастных соответственно увеличивается вдвое и достигает 90°.

Вдоль каждой конечной лопасти, независимо от степени рассеченности листовой пластинки, проходит по 4 параллельных жилки, редко 5, в соответствии с увеличением ширины лопасти. Жилки на верхней поверхности фитолеймы выражены глубокими бороздками, которым на отпечатках нижней поверхности листа соответствуют валики. В конечных лопастях жилки никогда не дихотомируют, их разветвление всегда приурочено к разделению листовой пластинки на отдельные доли, что четко отграничивает описываемый вид от представителей *Ginkgo*.

Средняя длина листьев 4-лопастных форм 55—80 мм, ширина 15—30 мм; у 8-лопастных длина 45—60 мм, ширина 50—60 мм. По-видимому, возможны и более значительные колебания за пределами указанных величин. Почти для всех описываемых отпечатков характерно наличие черешка, более четко выраженного у листьев с 8 долями.

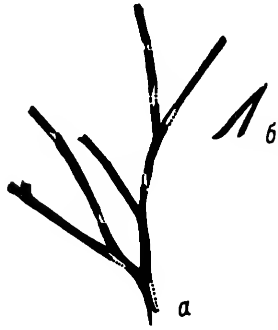


Рис. 4. *Czekanowskia rigida* Heer. (Обр. 2-20, натур. вел.).

а — обрывок листа; б — обрывок листа с более острым углом расхождения лопастей.

Несмотря на значительную морфологическую изменчивость все описываемые образцы легко объединяются в один вид по количеству жилок в лопасти, общему для всех вариаций, а также совершенно идентичной эпидерме у 2-, 4- и 8-лопастных форм, признаки строения которой очень постоянны. Исследованию были подвергнуты препараты, изготовленные из кутикул всех образцов, представленных на табл. II.

Строение эпидермы верхней и нижней поверхности листа различно. Эпидерма верхней поверхности слагается из прямостенных, изодиаметрических, беспорядочно ориентированных клеток с бородавочкой в центре. На верхней поверхности имеются довольно многочисленные устьица, однако их количество на единицу площади значительно меньше, чем на нижней поверхности, и они беспорядочно разбросаны по листу.

Расположение устьиц на нижней поверхности строго приурочено к промежуткам между жилками; последним соответствуют участки из узких удлиненных клеток, состоящие из 7—16 рядов. Клетки нижней поверхности также имеют бородавочки. Устьица гаплохейльные, удлиненные, сильно погруженные, окружены большей частью 7 побочными клетками трапециевидной формы с хорошо выраженными сосочками (papillae) на стороне, обращенной к устьичной щели.

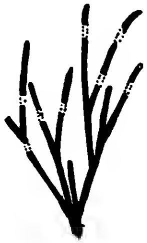


Рис. 5. Пучок листьев *Czekanowskia rigida* Heer. (Обр. 5-35, натур. вел.).

Все устьица строго ориентированы по длине листа, их размер колеблется от 40 до 52 μ в длину и от 21 до 30 μ в ширину, однако изредка встречаются и более крупные устьица, достигающие 63 μ.

На основании исследований Р. Флорина (Florin, 1936—1937) и В. А. Самылиной (1956) описываемый вид по строению эпидермы может быть с полной достоверностью отнесен к *Sphenobaiera*, чему, как указывалось выше, не противоречат и морфологические признаки.

Сходство и отличие. Наибольшее сходство описываемый вид имеет со *Sphenobaiera longifolia* (Heer) Florin, что было отмечено и В. Д. Принадой (1933). Однако *Sph. longifolia*, как правило, имеет более широкие и длинные лентовидные лопасти с большим количеством жилок. Кроме того, на верхней эпидерме листьев последней наличие устьиц носит случайный характер, в то время как у *Sph. colchica* их присутствие вполне закономерно. Размер устьиц *Sph. colchica* значительно меньше, чем у *Sph. longifolia*.

Геологическое распространение. Среднеюрские отложения (байосский ярус, верхи порфиритовой свиты) Ткварчельского бассейна (рр. Гализга, Большой Махме).

Czekanowskia rigida Heer

(Табл. I, фиг. 10, 11; рис. 4, 5)

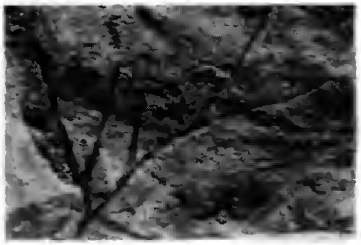
1878. *Czekanowskia rigida* Heer, стр. 78, табл. V, фиг. 8—11; табл. VI, фиг. 7; табл. X, фиг. 2, *a*; стр. 127, табл. XX, фиг. 3, *d*, 6, *c*, 8.

Местонахождение. IV угленосная площадь, Ходжали, скважина 367, обр. 5; III угленосная площадь, шахта № 6, обр. 2.

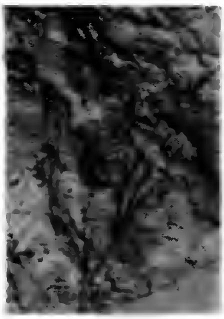
Описание материала. В коллекции имеются только три отпечатка листьев данного вида.

На табл. I, фиг. 11 и на рис. 5 представлен неполный пучок, состоящий из узколинейных листьев, несколько раз дихотомирующих по своей длине под углом 15—20° и достигающих в поперечнике 0.8—1.0 мм. Длина сохранившейся части листьев равна 35 мм. Второй отпечаток, изображенный на табл. I, фиг. 10 и на рис. 4, представляет собой обрывок листа, несколько отличного от листьев предыдущего образца и по ширине лопастей, равной в данном случае 1—1.5 мм, и по углу их расхождения,

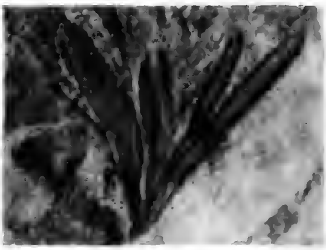
Таблица I



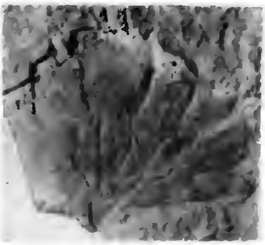
10



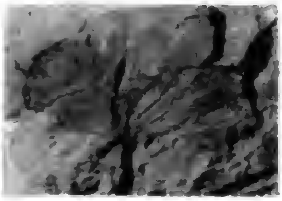
11



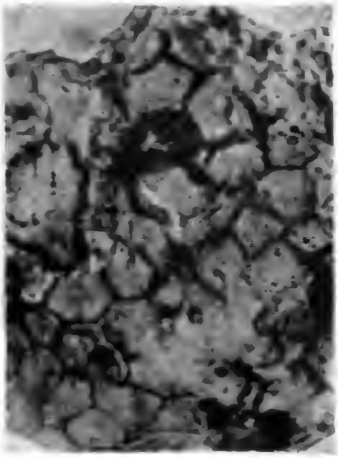
8



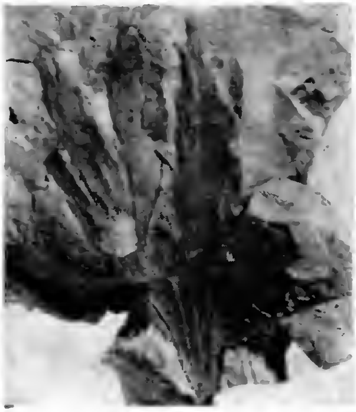
1



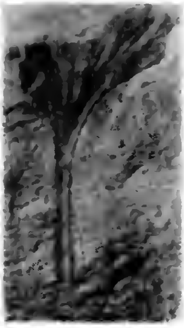
2



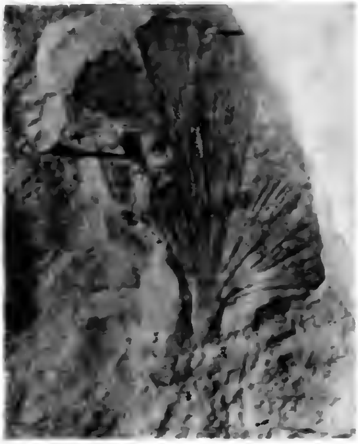
9



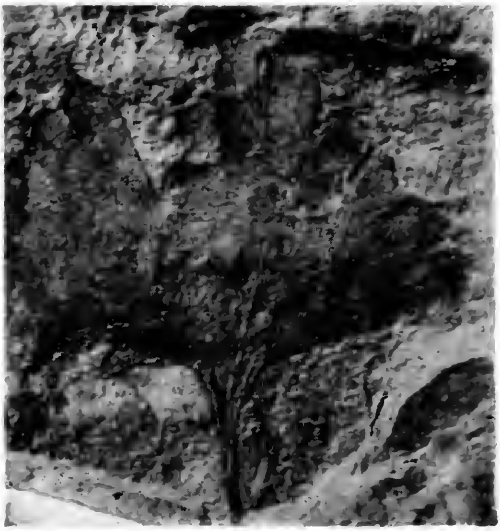
3



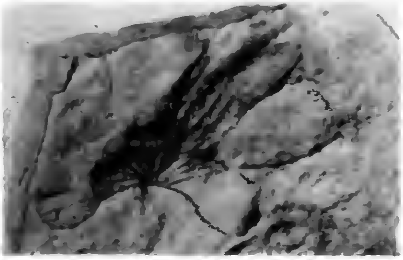
4



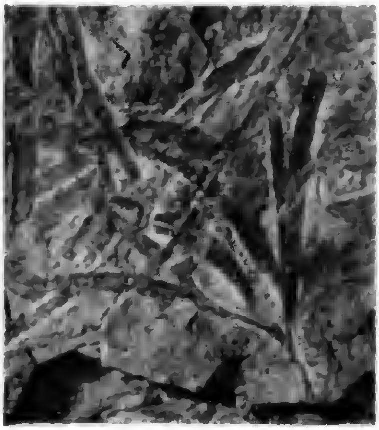
5



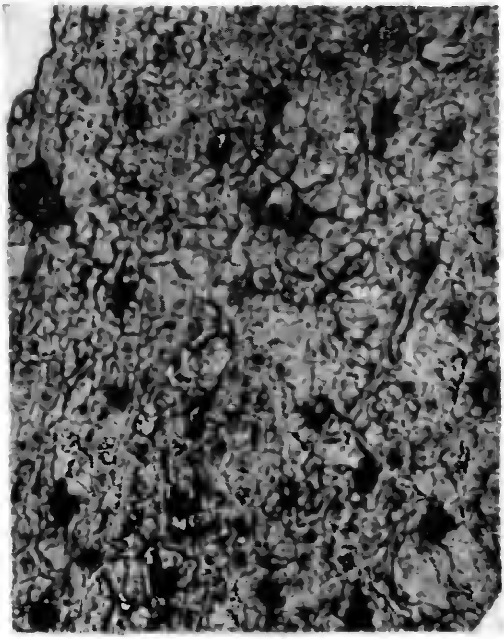
6



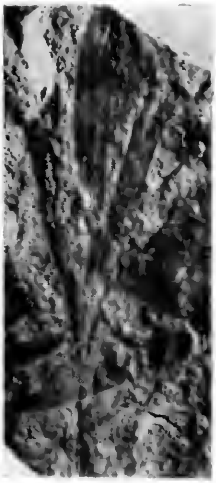
7



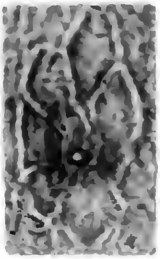
1



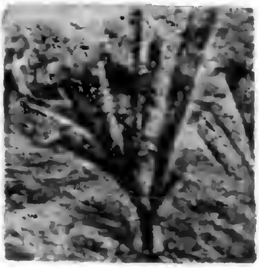
8



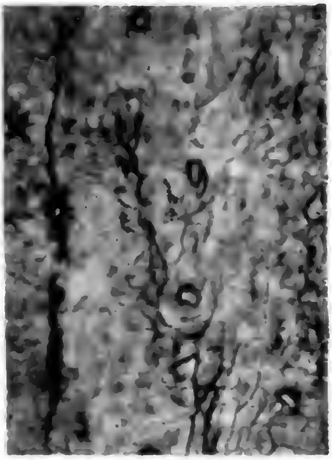
2



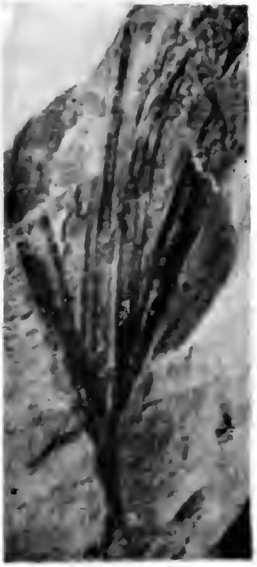
9



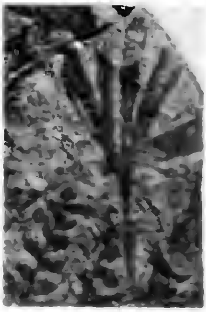
3



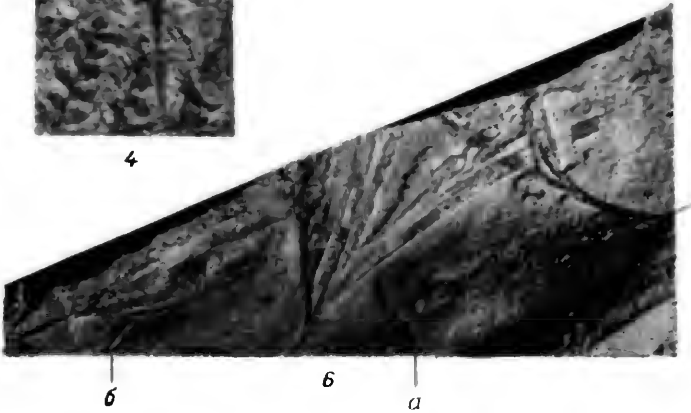
7



5



4



6

равному 30—45°. Однако на табл. I, фиг. 10, *б*, а также на рис. 4, *б* виден обрывок вильчато раздвоенного листа с углом расхождения лопастей всего в 5—6° и шириной их поперечного сечения 0.7—0.8 мм. Ни на одном из отпечатков жилкования не видно.

Сходство и отличие. Сильное обугливание мешает более детальному изучению отпечатков, а отсутствие фитолейм не дает возможности исследовать эпидермальное строение описываемого вида, который Гаррис (Harris, 1947) рассматривает как сборный, включающий несколько разновозрастных видов, различающихся только по строению эпидермы, но очень близких по морфологическим признакам. Отпечатки данного вида часто описываются в литературе, что позволяет изучить его различные морфологические вариации.

Характерный облик описываемого растения, дихотомия листьев и незначительное колебание ширины лопастей позволяют отнести данные отпечатки к одному виду *Czekanowskia rigida* Heer.

В связи с вышеизложенным, синонимика, за исключением первоисточника, и геологическое распространение вида не приводится.

Литература

Геер О. (1878). Юрская флора Амурского края и Иркутской губернии. Тр. Сиб. эксп. Русск. геогр. общ., *3*, 2. — Принада В. Д. (1933). Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. Тр. Всесоюзн. геолого-развед. объед. Наркомтяжпрома СССР, *261*. — Принада В. Д. (1951). Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья (Атлас). Тр. Иркутск. гос. унив., *VI*, 1. — Самылина В. А. (1956). Эпидермальное строение листьев рода *Sphenobaiera*, ДАН СССР, *106*, 3. — Сьюорд А. (1907). Юрские растения Кавказа и Туркестана. Тр. Геолог. комит., нов. сер., *38*. — Томас Г. (1911). Юрская флора Каменки в Изюмском уезде. Тр. Геолог. комит., нов. сер., *71*. — Шапаренко К. К. (1936). Ближайшие предки *Ginkgo biloba* L. Тр. БИН АН СССР, Сер. 1, *2*. — Brongniart A. (1830). Histoire des végétaux fossiles, *II*. — Florin R. (1936—1937). Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph Land. Palaeontogr., *81* (B), 1936; *82* (B), 1937. — Harris T. M. (1947). The problems of Jurassic paleobotany. Bol.Soc. Geol. Portugal., *6*, 3. — Heer O. (1876). Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens. Kongl. Svenska Vet. Akad., Handl., *14*, 5. — Seward A. C. (1919). Fossil plants, *IV*. — Zeiller R. (1902—1903). Flora fossile des gîtes de Charbon du Tonkin. В кн.: Études des gîtes minéraux de la France.

Объяснение таблиц

Таблица I

Фиг. 1—7. ***Ginkgo digitata*** **(Brongn.) Heer:** фиг. 1 — отпечаток полного листа (обр. 8-61, натур. вел.); фиг. 2 — отпечаток почти полного небольшого листа (обр. 59, натур. вел.); фиг. 3 — отпечаток листа с сильно рассеченной пластинкой (обр. 8 74, натур. вел.); фиг. 4 — отпечаток основания и черешка листа (обр. 8-58, натур. вел.); фиг. 5 — отпечаток листа с хорошо выраженным жилкованием и клиновидным основанием (обр. 8-62, натур. вел.); фиг. 6 — отпечаток полного крупного листа (обр. 8-57, натур. вел.); фиг. 7 — отпечаток листа с сердцевидным основанием (обр. 8-60, натур. вел.). **Фиг. 8—9.** ***Baiera inaequilobata*** **Delle sp. nov.:** фиг. 8 — отпечаток листа, голотип (обр. 13-137, натур. вел.); фиг. 9 — небольшой участок эпидермиса нижней поверхности листа с устьицем (обр. 13-137; увел. 470). **Фиг. 10—11.** ***Czekanowskia rigida:*** фиг. 10 — отпечаток обрывка листа (*а*) и обрывок листа с острым углом расхождения долей (*б*) (обр. 2-20, натур. вел.); фиг. 11 — отпечаток пучка листьев (обр. 5-35, натур. вел.).

Таблица II

Фиг. 1—9. ***Sphenobaiera colchica*** **(Pryn.) Delle comb. nov.:** фиг. 1 — отпечаток 8-лопастного листа с раскидистой пластинкой (обр. 10-96, натур. вел.); фиг. 2 — отпечаток узкоклиновидного 4-лопастного листа (обр. 10-99, натур. вел.); фиг. 3 — отпечаток нижней части 8-лопастного листа (обр. 10-100, натур. вел.); фиг. 4 — отпечаток нижней части 4-лопастного листа (обр. 10-88, натур. вел.); фиг. 5 — отпечаток почти полного 4-лопастного листа (натур. вел.); фиг. 6 — 8-лопастной лист(*а*) и отпечатки 2-лопастных листьев (*б*, *в*) (обр. 9-76, натур. вел.); фиг. 7 — участок эпидермиса верхней поверхности листа, в центре клеток хорошо видны бородавочки (обр. 9-80, увел. 200); фиг. 8 — участок эпидермиса нижней поверхности листа (обр. 10-99, увел. 200); фиг. 9 — устьице (обр. 10-99, увел. 470).

Ленинградский
государственный университет
им. А. А. Жданова.

(Получено 22 X 1957).

З. Г. Беспалова

К БИОЛОГИИ *HALOCNEMUM STROBILACEUM* (PALL.) M. B.

С 10 рисунками

Сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum* [Pall.] M. B.) — растение до 30—40 см высоты, образующее характерные куртины с распростертыми и большей частью укореняющимися ветвями. Годичный побег у него цилиндрической формы с сочными, короткими, булавовидными члениками; листья в виде супротивных, щитковидных чешуек. Цветки собраны в трехцветные дихазии, которые сидят в пазухах супротивных чешуевидных листьев. Околоцветник простой, состоящий из трех, сросшихся внизу, а наверху свободных пленчатых долей — одна плосковатая, две же боковые на стенке с горбиком (Флора СССР, VI).

Сарсазан распространен в большом количестве на самых злостных солончаках, сорах, такырах, морских побережьях в степной и пустынной зонах СССР. Он является удовлетворительным осенне-зимним кормом для верблюдов и лошадей (Ларин, 1951).

Наши наблюдения над сарсазаном проводились в Ногайской степи [1] и в Центральном Казахстане.[2]

Наблюдения в Центральном Казахстане велись в лебедово-сарсазановой группировке (Halocnemum strobilaceum+Atriplex verrucifera) на бугристом солончаке, расположенном в верхнем течении р. Босагаозек. Почва здесь по всему профилю тяжелосуглинистая, с выцветами солей (на стенке разреза) до глубины 60 см, с глубины 35 см встречается желтоватый гипс. Грунтовая вода на глубине 72 см слабосолоноватая, капиллярная кайма доходит до поверхности почвы.

Всходов сарсазана в 1957 г. не было найдено; вероятно, сухая холодная весна и довольно плотная солевая корочка явились препятствием для прорастания семян Судя по экземплярам молодых растений, в первый год всход сарсазана образует 1—2 членика (размером в 1—1 5 мм), на следующий год верхушечная почка продолжает свой рост (рис. 1, *1*).

Моноподиальное нарастание главной оси длится 3—5 лет, затем верхушечная почка израстается и отмирает. Отмирания всего главного побега, как это наблюдается у большинства полукустарничков, не было обнаружено. Ветвление (появление осей 2-го порядка) главного побега происходит на 2—3-й год. Почки в пазухах семядольных листьев закладываются одновременно с формированием последних, но после отмирания верхушечной почки начинается более интенсивный рост их, приводящий к формированию боковых осей (рис. 1, *2*). Моноподиальное нарастание осей 2-го порядка продолжается в течение 2—4 лет, затем происходит отмирание и самых верхних частей, а из почек, заложенных в пазухе листьев верхней части этих побегов, развиваются оси следующего порядка, которые в свою очередь в течение 2—3 лет нарастают моноподиально, и т. д.; так постепенно формируется куст сарсазана (рис. 1, *3*). Надо отметить, что рост растения в первые годы жизни довольно медленный, и ветвление осей слабое. Побеги по всей своей длине, кроме 2—3 верхних члеников, имеют почки.

Первые генеративные побеги появляются на 10—15-м году жизни куста (рис. 1, *4*). С их появлением меняется характер роста и отмирания побегов.

После перехода во взрослое состояние куст уже имеет побеги трех типов — генеративные, переходные и вегетативные. Весной побеги разных типов трудно различимы, но уже в июне на генеративных побегах (рис. 2) начинают развиваться вторичные веточки, на которых в пазухах чешуевидных листьев располагаются цветки; верхушечная почка также формирует соцветие.

Строение годичного генеративного побега у сарсазана типично для полукустарничков (рис. 3); бо́льшая часть его занята генеративной сферой, а базальная вегетативная часть несет почки, которые обычно остаются спящими. Под вторичными веточками закладываются побочные почки, образующие сериальный ряд (Ильина, 1936). Отплодоносив, верхняя часть побега длиной в 1—1.5 см и все цветочные боковые веточки отмирают, бо́льшая же часть побега остается, образуя многолетнюю часть куста.

На следующий год трогаются в рост побочные почки, причем из них только 2—4 верхние дают новые генеративные побеги; почки, заложенные в средней части, дают побеги переходного типа и вегетативные, а почки базальной части побега остаются спящими (рис. 4). Переходный побег внешне почти не отличается от генеративного, но у него менее развиты вторичные веточки, а под цветочными веточками не закладываются побочные почки. Такие побеги, отплодоносив, отмирают почти пол-

---

[1] В 1954—1956 гг. в Ногайской степи работала Северокавказская кормовая экспедиция Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР.

[2] В 1957 г. Казахстанская биокомплексная экспедиция работала в Акмолинской обл., в районе среднего течения р. Терсакан (в 250 км к югу от ст. Атбасар).

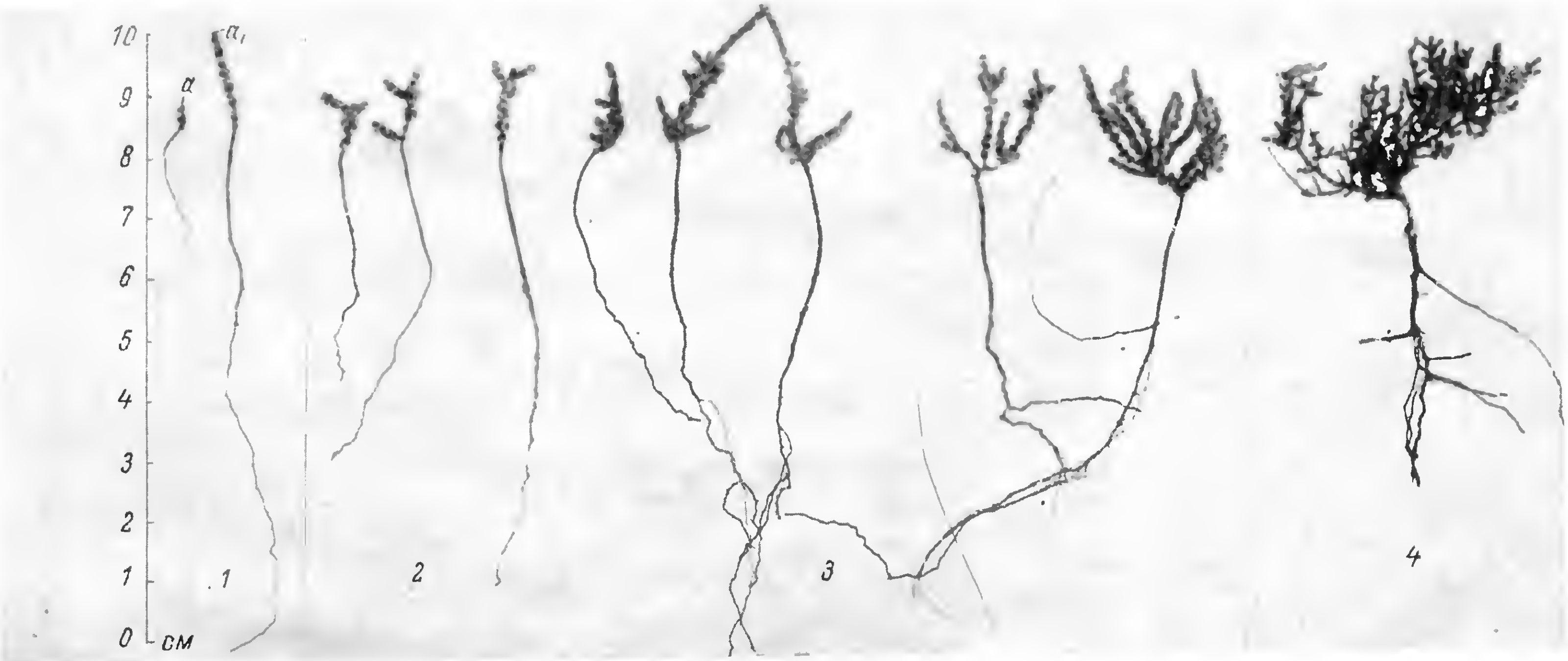


Рис. 1. Молодые растения *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B.

1 — растения на 1—2-м году жизни, верхушечная почка (*a*) еще не отмерла; 2 — растения с отмершей верхушечной почкой, началось формирование боковых осей; 3 — растения старше 5 лет, еще не вступившие в генеративную фазу; 4 — растения старше 10 лет, вступившие в генеративную фазу.

ностью; остается только базальная часть с 2—4 спящими почками. Вегетативные побеги развиты хуже; они также отмирают, как и переходные, до самого основания, где имеются 2 почки, остающиеся спящими. Вегетативные побеги исполняют функции ассимилирующих органов.

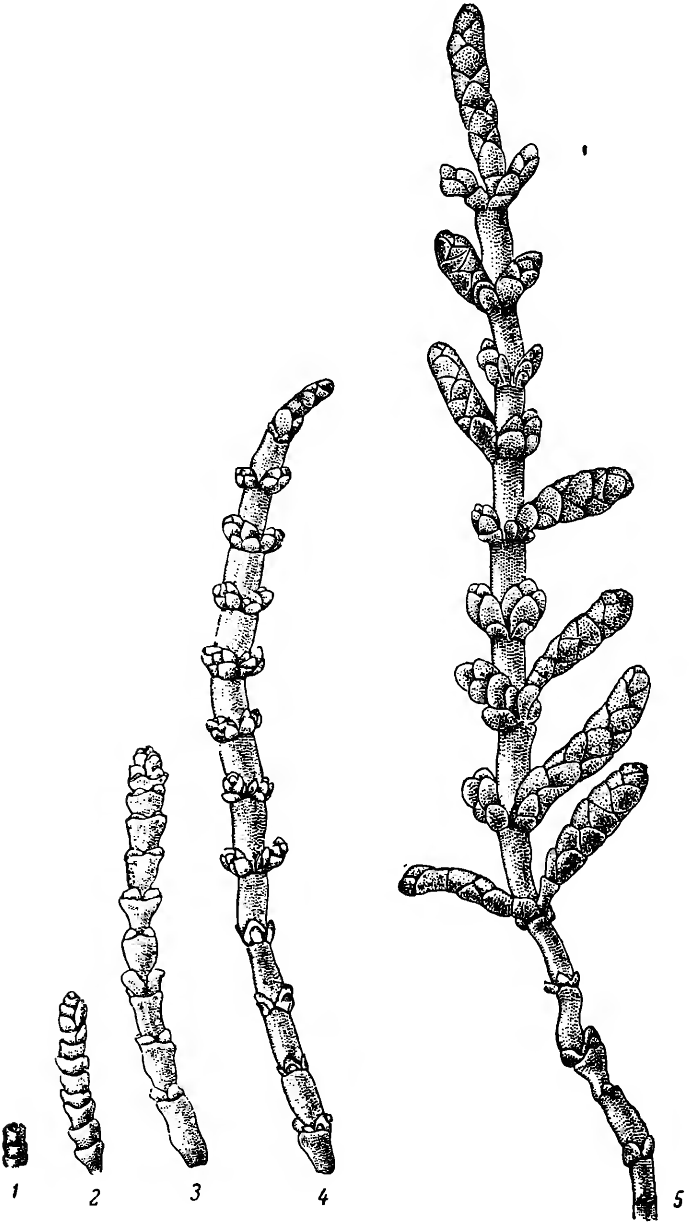


Рис. 2. Развитие генеративного побега *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. в 1957 г.

1 — 27 V; *2* — 13 VI; *3* — VII; *4*—24 VII; *5*—24 VIII.

Таким образом, в кроне нормально развитого куста сарсазана в оптимальных условиях (условия данного солончака можно считать хорошими, хотя почвенный профиль здесь тяжелосуглинистый, но очень плотных слоев в нем нет, а главное, — грунтовая вода минерализована очень слабо) встречаются побеги всех трех типов, как и у настоящих полукустарничков (Стешенко, 1956; Рачковская, 1957); отличие здесь

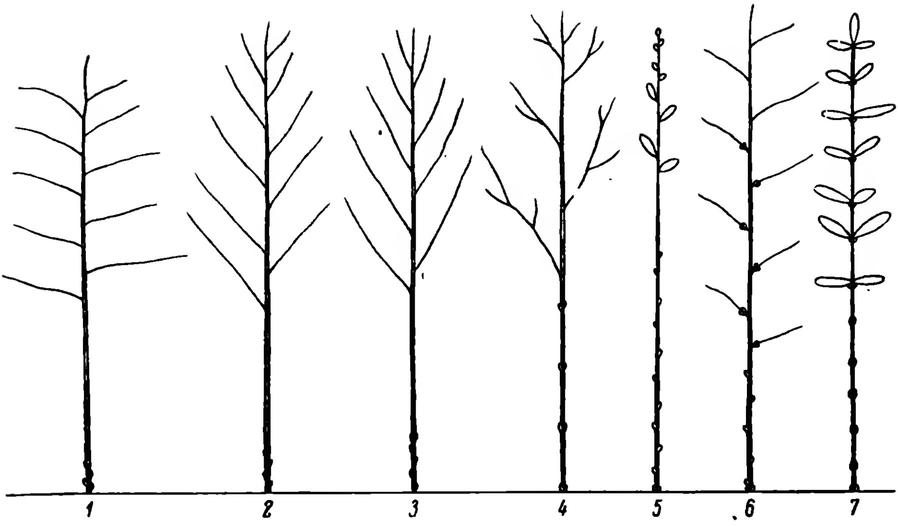


Рис. 3. Схема строения годичного побега полукустарничков (показанные черным части не отмирают и дают прирост куста).

1 — *Artemisia salina* Willd.; *2* — *A. taurica* Willd.; *3* — *A. lercheana* Web.; *4* — *A. verrucifera* M. B.; *5* — *Kochia prostrata* (L.) Schrad.; *6* — *Salsola laricina* Pall.; *7* — *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B.

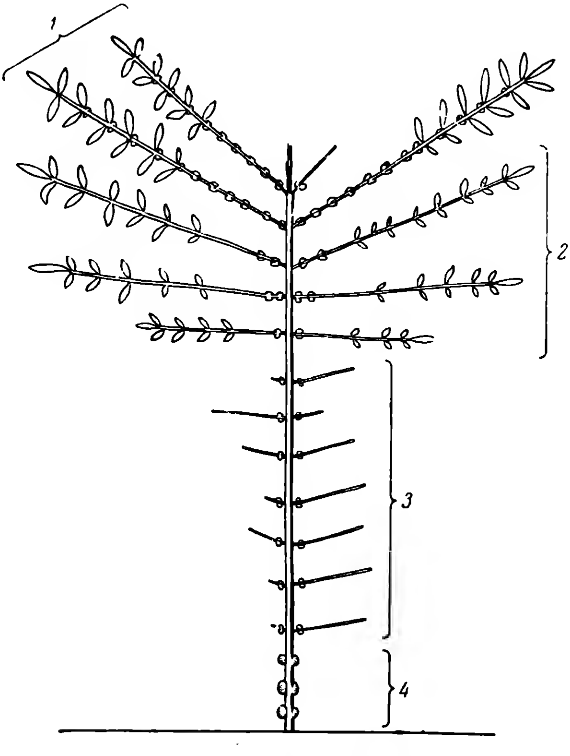


Рис. 4. Схема строения побега *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. на втором году жизни.

1 — генеративные побеги; *2* — переходные побеги; *3* — вегетативные побеги; *4* — спящие почки.

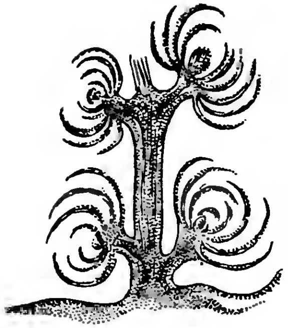


Рис. 5. Торчок отмершего побега со спящими почками (со скрытым ростом).

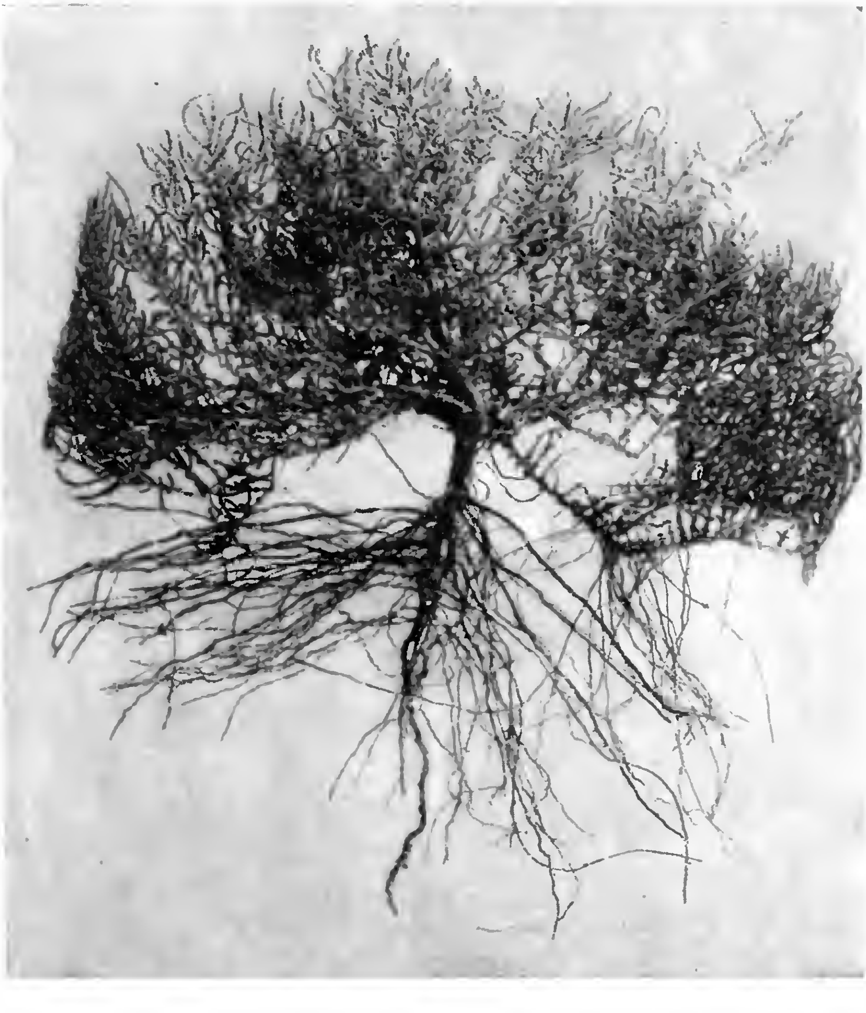


Рис. 6. Взрослый куст *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. с небольшим количеством придаточных корней. Казахстан, солончак на р. Босага-озек.

только в степени отмирания. У сарсазана все побеги моноциклические. Отмиранию подвергается значительно меньшая часть побега, а остающаяся часть постепенно полегает и при засыпании субстратом укореняется, неся уже функцию корневища; спящие почки на сохраняющейся многолетней части имеются в большом количестве.

Многолетние ветви, состоящие из отмирающих участков генеративных побегов, образуют основную структурную массу куста, они живут 3—10 лет. После их отмирания на смену им вырастают новые из спящих почек.

Отмирание побегов происходит очень интенсивно. На корневище и ветвях можно видеть много торчков отмерших побегов со спящими почками у основания; постепенно они отламываются, и остается только клубочек спящих почек. Сделанные через них срезы показывают, что это остатки побега (рис. 5) с почками, которые, обладая скрытым ростом, постепенно совсем закрывают основание побега. Ветвления спящих почек нами не было обнаружено; также нигде не были найдены, кроме хорошо развитых генеративных побегов, побочные почки.

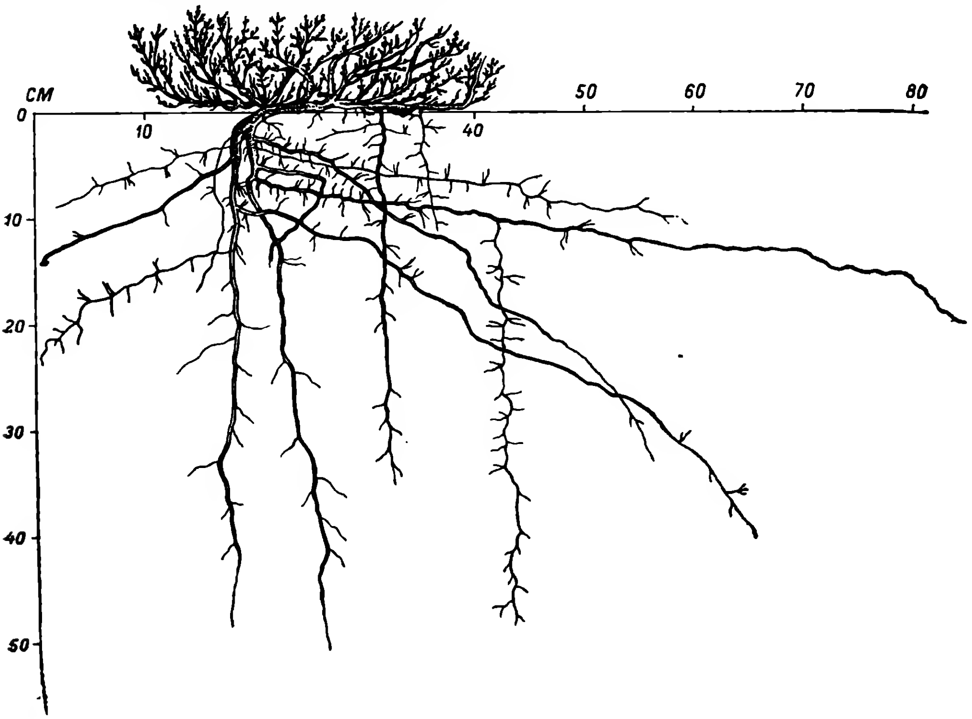


Рис. 7. Корневая система *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. Казахстан, солончак на р. Босагаозек.

Корневая система у молодых растений типично стержневая. Первые годы боковые корни развиваются очень слабо, и только к 5—6-ти годам начинают появляться более крупные боковые корни. Появление придаточных корней и их количество зависят от условий произрастания. На нашем солончаке хорошо развитые кусты имеют мало придаточных корней (рис. 6); стержневой корень у него сохраняется, достигая глубины 50—60 см, основная зона ветвления находится в горизонте 3—10 см, где тяжи боковых корней идут в стороны на 60—80 см (рис. 7).

В крайних для жизни растений условиях, на солончаке, где вода находится на глубине 80 см, а механический состав почвы тяжелосуглинистый и с глубины 30 см до уровня грунтовых вод идет сплошной слой желтокристаллического гипса, рост и развитие сарсазана крайне угнетены. Корневая система расположена только в верхних слоях почвы толщиной в 25 см (рис. 8), главный корень здесь отмирает и сгнивает, а придаточных корней образуется много, и некоторые из них достигают размеров главного корня. Рост и развитие побегов здесь чрезвычайно подавлены, максимальный прирост за сезон составляет 0.5—0.7 см. В кроне кустов нет ни генеративных, ни переходных побегов, а только вегетативные. Молодых растений, не говоря уже о всходах, на этом солончаке нет. Все старые кусты сильно партикулирующие.

В Ногайской степи наблюдения над сарсазаном велись в лебедово-сарсазановой ассоциации на пухлом солончаке в Каранагайском районе. Почва по всему профилю

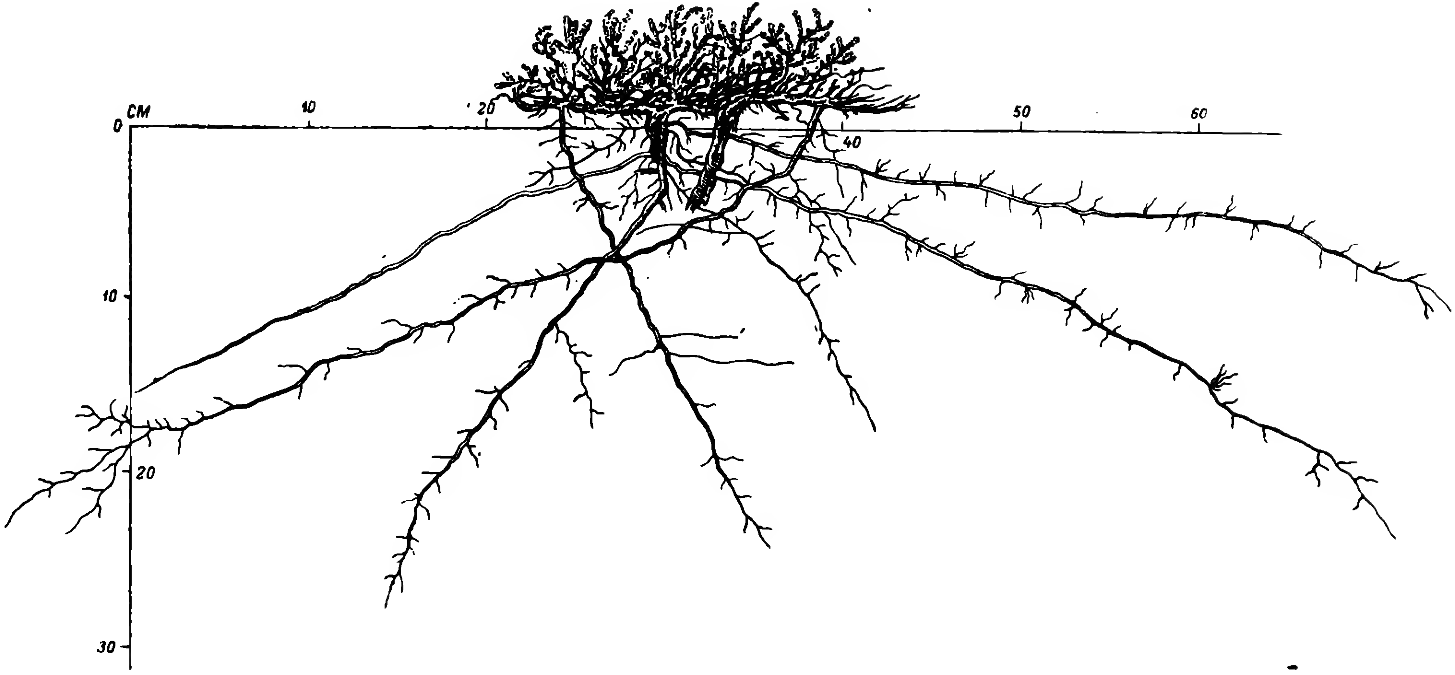


Рис. 8. Корневая система *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. на солончаке, где с глубины 30 см и до уровня грунтовых вод (80 см) идет сплошной слой гипса. Казахстан, солончак на р. Босагаозек.

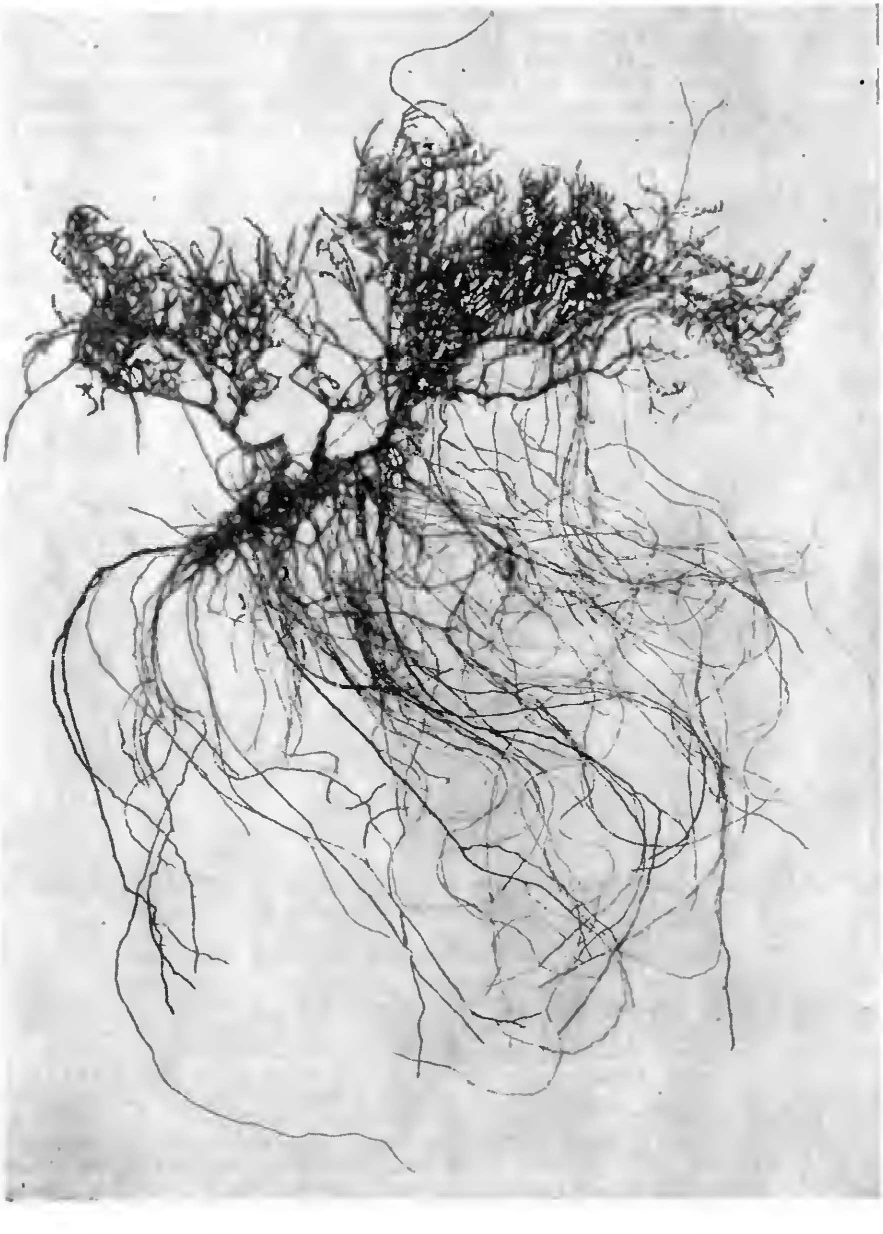


Рис. 9. Форма *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. с большим количеством придаточных корней. Ногайская степь, солончак в окрестностях аула им. В. И. Ленина.

имеет легкий механический состав, распределение солей типичное для солончака — максимум в верхнем слое в 5 см и постепенное снижение их содержания с глубиной. Засоление почвы сульфатное. Грунтовая вода — на глубине 100 см, в течение сезона колебание ее уровня незначительное (100—110 см), но она сильно минерализована (до 65,28 г плотного остатка на литр). Капиллярная кайма у поверхности почвы.

Сарсазан здесь находится в лучших условиях, чем на солончаке с близким залеганием мощного гипсового горизонта, но, по-видимому, очень сильная минерализация грунтовой воды сказывается на его развитии. Всходов и молодых растений здесь также не было найдено. В данных условиях преобладает вегетативное размножение (отдельные куртинки достигают до 3 м в диаметре). Придаточных корней настолько много (рис. 9), что главный корень теряет свое значение; образуются они не только в пазухах спящих почек, как на это указывала А. Румянцева (1953), но и на самом корневище.

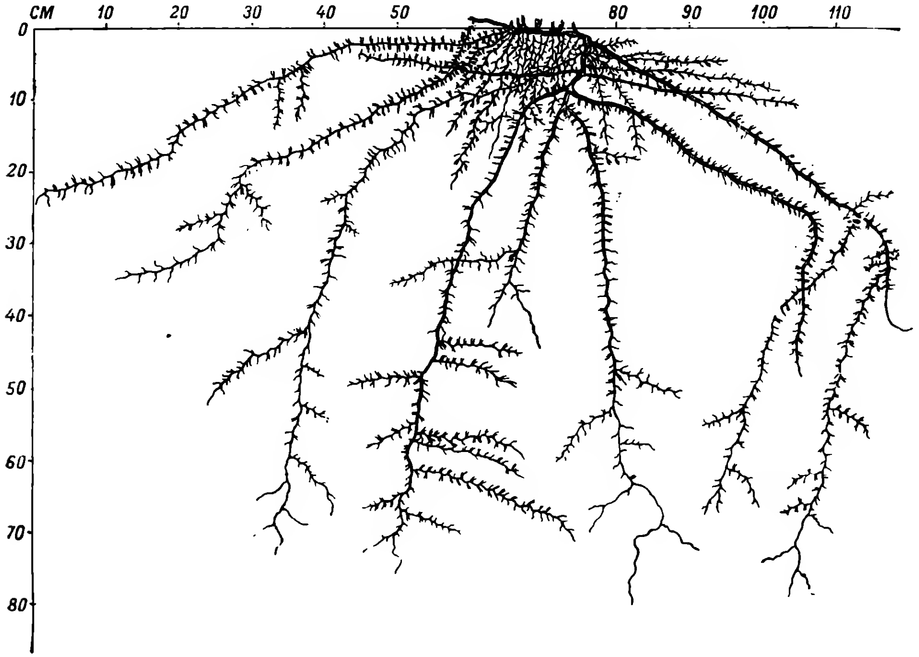


Рис. 10. Корневая система *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) М. В. Ногайская степь, солончак в окрестностях аула им. В. И. Ленина.

Корневище подвержено партикуляции. Корневая система более ветвистая, чем в предыдущем случае. Хорошо выделяются два максимума ветвления корней: первый на глубине 0—20 см, где корневые тяжи идут в самых различных направлениях, и второй, менее выраженный, в слое 45—65 см. Все корневые тяжи на протяжении своей длины покрыты густыми мелкими корешками, сидящими в пучках. Цвет корней почти черный, мелкие корешки белесые. Корни достигают глубины 80 см (рис. 10).

О росте и развитии сарсазана в первые годы жизни на этом солончаке, к сожалению, нельзя ничего сказать, так как не было найдено ни всходов, ни молодых растений. Взрослые растения отличаются особенно большой степенью отмирания побегов и многолетних ветвей (последние отмирают через 3—6 лет).

В кроне куста нет хорошо развитых генеративных побегов с вторичными веточками; генеративная сфера занимает только самый конец побега длиной в 0.5—1.2 см, который и отмирает после плодоношения. Побочных почек не наблюдалось. Вегетативные побеги также отмирают в большей своей части. Все побеги моноциклические.

Сарсазан — растение длительно вегетирующее. В Казахстане вегетация начинается в середине мая, в начале июля отрастают вторичные веточки и начинается формирование цветков; цветение продолжается с начала и до конца августа, в середине августа происходит завязывание плодов. К концу августа уже начинается пожелтение зеленых стеблей.

Сроки фенофаз зависят от климатических условий года и зоны и от условий местообитания; так, в Ногайской степи (где 1955 г. был засушливый), по сравнению с Казахстаном, сроки фенофаз запаздывали: бутонизация здесь наступила только к концу августа, цветение началось в первых числах сентября, завязывание плодов — в середине сентября. Созревания и осыпания плодов мы не наблюдали, так как работы велись только до 10 октября.

Кратко подводя итог вышесказанному, можно отметить, что сарсазан по характеру роста и развития, как в ювенильной стадии, так особенно со времени вступления в генеративную фазу, следует считать полукустарничком. Об этом говорят раннее прекращение моноподиального роста главного побега, строение генеративных побегов, типичное для полукустарничков, и наличие в кроне куста побегов трех типов.

У взрослого растения все побеги моноциклические. Характер отмирания побегов несколько отличается от такового у ряда других полукустарничков, но, вероятно, это вызвано специфическими условиями жизни на солончаках, а именно — постепенным засыпанием и укоренением побегов. Многолетние ветви, образованные неотмирающими частями генеративных побегов, живут 3—10 лет; после их отмирания они заменяются побегами, вырастающими из спящих почек, находящихся в больших количествах у основания многолетних ветвей и на корневище.

Степень укоренения главного ствола и степень его партикуляции зависят от экологических условий и возраста растения.

Характер корневой системы и глубина ее проникновения определяются возрастом растения, механическим составом почвы и глубиной залегания гипсового горизонта.

Побочные (сериальные) почки закладываются только на хорошо развитых генеративных побегах и только под вторичными веточками.

Размножается сарсазан как семенами, так и вегетативно, причем последний способ преобладает.

Литература

Ильина Е. М. (1936). О сериальных почках у трибы *Salicornieae* сем. *Chenopodiaceae*. Бот. журн., 3. — Ларин И. В. (1951). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, *II*. — Рачковская Е. И. (1957). К биологии пустынных полукустарничков. Тр. БИН АН СССР, сер. III, *11*. — Румянцева А. (1953). Развитие корневой системы сарсазана. Изв. АН Туркменск. ССР, 4. — Степенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Тр. Инст. бот. АН Тадж. ССР, *L*. — Флора СССР, *VI*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 III 1958).

Н. П. Кирьялов, М. А. Литвинов, В. О. Мохнач и Т. Н. Наугольная

ГАЛЬБАНОВАЯ КИСЛОТА И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ КАК НОВЫЕ АНТИБИОТИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

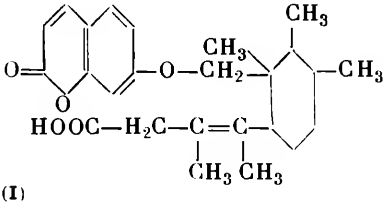
Смолистые выделения многих представителей рода *Ferula* L. (сем. *Umbelliferae*) с давних пор использовались при лечении различных заболеваний, сопровождающихся воспалительными явлениями. Для лечебных целей применялись смолы без выделения из них индивидуальных химических соединений. Нам удалось получить из корней ферулы кокандской (*Ferula kokanica* Rgl. et Schm.) и ферулы смолотечной (*Ferula gummosa* Boiss.)[1] кристаллическую гальбановую кислоту с температурой плавления

---

[1] Корни растения *Ferula gummosa* были представлены для исследования в Химическую лабораторию Отдела растительных ресурсов Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (БИНа) ботаниками В. В. Никитиным (Ботанический институт Академии наук Туркменской ССР) и Ал. А. Федоровым, А. А. Никитиным и П. К. Красильниковым (Отдел растительных ресурсов БИНа). Корни *F. kokanica*, по поручению Н. П. Кирьялова, были собраны и привезены из Таджикской ССР сотрудницей БИНа И. Я. Рощиной. Всем вышеупомянутым лицам авторы настоящей статьи выражают глубокую благодарность.

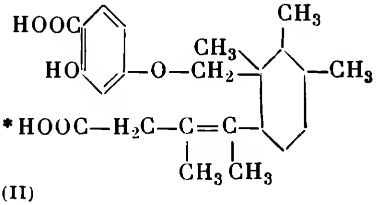
(т. пл.) 94—96°; состав ее — $C_{25}H_{32}O_5$. Она оказалась производной умбеллиферона. Ее вероятная структура такова (формула I).[1]

Гальбановая кислота



(I)

Оксидвухосновная кислота (о. к.)



(II)

Метиловый эфир о. к. (III) $^*H=CH_3$
Этиловый эфир о. к. (IV) $^*H=C_2H_5$

Это вещество, по нашим данным, обладает большой антимикробной активностью.

При более подробном исследовании обнаружено, что продукты частичной деградации гальбановой кислоты также имеют антимикробную активность. Так, при сплавлении гальбановой кислоты со щелочами была получена оксидвухосновная кислота с т. пл. 225—226°, имеющая состав $C_{23}H_{32}O_6$. Вероятное строение ее изображает формула (II). Метиловый эфир (III; т. пл. 94°) и этиловый эфир (IV; т. пл. 141.5°) этой кислоты оказались даже более активными, чем сама гальбановая кислота.

Следует отметить, что антимикробная активность веществ этого ряда связана с ничтожными изменениями в их строении и зависит даже от величины радикала. Так, умбеллиферон обладает активностью в разведении 1 : 50 000, гальбановая кислота в разведении —1 : 250 000,[2] а этильное производное оксидвухосновной кислоты (IV), у которого нет лактонного кольца умбеллиферона, но сохраняется структура остальной части молекулы, имеет активность в 2—2.5 раза более высокую, чем сама гальбановая кислота. Замещение этильной группы на метильную, т. е. образование метилового эфира (III) вызывает снижение активности примерно на 25%. Оксидвухосновная кислота (II) обладает пониженной активностью, соответствующей активности гальбановой кислоты.

Для установления степени антимикробного действия гальбановой кислоты и ее производных нами использовался так называемый «метод серийного разведения», при котором в ряд пробирок с мясопептонным бульоном (pH 7.2) вносились различные количества испытуемых препаратов (в разведениях от 1 : 300 до 1 : 500 000—600 000 и больше). Пробирки со стерильным бульоном инфицировались бактериальной тест-культурой — золотистым стафилококком (*Staphylococcus aureus*, штамм № 209) из расчета 1 млн микробных тел на 1 мл бульона. Зараженные пробирки с бульоном помещались в термостат при температуре 37° на 18—20 часов. После окончания срока инкубации нами выяснялось, при каких наивысших разведениях препарата, испытывавшегося на антимикробную активность, наблюдалась задержка развития золотистого стафилококка.

В результате многократных исследований удалось установить следующее. Водные и водно-спиртовые растворы натриевой соли гальбановой кислоты в мясопептонном бульоне оказывают бактериостатическое действие на *St. aureus* (штамм № 209) в разведениях 1 : 220 000—250 000. Производное гальбановой кислоты — оксидвухосновная кислота (II) — обнаружило примерно такую же силу действия, как и исходное вещество; этиловый эфир (IV) оксидвухосновной кислоты сохранял бактериостатическое действие в разведении до 1 : 600 000; производное с т. пл. 137—138° (изомер этилового эфира) обнаружило активность почти в 2 раза более низкую, чем этиловый эфир; метиловый эфир (III) проявил антимикробное действие на 20—25% более слабое, чем этиловый эфир.

Гальбановая кислота и ее производные не оказывали антимикробного действия на кишечную палочку *Escherichia coli*.

---

[1] Гальбановая кислота изображена формулой (I): продукт ее деградации — оксидвухосновная кислота — представлен формулой (II). Замещение водорода (отмечен звездочкой) на метил дает монометиловый эфир оксидвухосновной кислоты (III); при этерификации оксидвухосновной кислоты этиловым спиртом образуется моноэтиловый эфир (IV).

[2] Нами испытывались натриевые соли гальбановой кислоты и ее производных в водном и водно-спиртовом растворах, содержавших около 10% спирта. Водно-спиртовые растворы оказались наиболее удобными, так как концентрация соли в этих растворах долго не изменяется. В то же время в водном растворе из-за выпадения осадков или образования геля концентрация вещества не обладает постоянством.

Одновременно с изучением антимикробных свойств нами были получены некоторые данные о токсичности гальбановой кислоты и этилового эфира оксидвухосновной кислоты.

Изучение токсичности натриевой соли гальбановой кислоты проводилось на белых мышах. Ввиду малой растворимости препарата в воде, он применялся перорально в виде 1%-го раствора в 10%-ом водном алкоголе. При ежедневном введении препарата в течение 3 дней, переносимой для мышей весом в 12—14 г оказалась доза в 30 мг, т. е. в 2 г/кг. Такие же результаты получены при испытаниях калиевой соли гальбановой кислоты.

Токсичность этилового эфира изучалась на водных растворах препарата. При однократном подкожном введении белым мышам переносимой оказалась доза в 5—6 мг на мышь, т. е. равной 400 мг кг. Абсолютно летальной является доза в 1 г/кг. Определение срединной летальной дозы (LD_{50})[1] производилось по методу Рида и Мэнча.[2] Эта доза при подкожном введении препарата мышам оказалась равной 577 мг/кг. Представляет интерес вопрос о токсичности этого препарата при повторном введении. При подкожном ежедневном введении его в течение 2 недель в количестве 90 мг/кг у мышей не были обнаружены какие-либо патологические явления, несмотря на то, что в общей сложности они получили такое количество препарата, которое превышает абсолютно летальную дозу. У мышей, которым ввели под кожу в один прием дозу в 600—700 мг/кг, забитых на 38—39-е сутки, при макроскопическом исследовании не было обнаружено никаких патологических изменений. У мышей, погибших после введения дозы в 1000 мг/кг, отмечались поверхностные кровоизлияния в печени и легких. Из этих данных можно сделать вывод, что как соли гальбановой кислоты, так и этиловый эфир оксидвухосновной кислоты являются малотоксичными препаратами.

Результаты наших исследований позволяют сделать вывод, что гальбановая кислота и ее производные могут быть новым источником антибиотических веществ. Весьма интересно, что им свойствен новый тип строения по сравнению с уже известными антибиотиками.

Высокая антимикробная активность и малая токсичность этих соединений несомненно представят большой интерес для медицины. Вещества этого ряда доступны и могут быть изготовлены разнообразными путями.

Получение гальбановой кислоты (I). Корни мелко нарезаются, высушиваются и 2—3 раза экстрагируются ацетоном путем настаивания (каждый раз по 2—3 дня). Ацетон отгоняется, смолистый остаток растворяется в этиловом эфире (нерастворимая часть удаляется); эфирный раствор взбалтывается с 5%-ым раствором соды до прекращения извлечения кислых веществ — гальбановой и других кислот. Щелочные экстракты соединяются, подкисляются и извлекаются эфиром (темный слой экстракта, нерастворимый в воде и эфире, по мере появления удаляется). Для лучшего отделения кислых веществ от нейтральных эту операцию повторяют. В результате эфирный раствор приобретает желтоватый цвет, и при взбалтывании с 5%-ым раствором соды в щелочном слое немедленно образуется почти бесцветная желеобразная или кристаллическая соль гальбановой кислоты, растворяющаяся в большом количестве воды. Полученная соль перекристаллизовывается из воды или водного спирта. При подкислении соли в водном растворе разбавленной серной кислотой выпадает твердый осадок. Осадок перекристаллизовывается из смеси эфира и петролейного эфира. Гальбановая кислота кристаллизуется в виде бесцветных игл с т. пл. 94—96°. Она хорошо растворима в эфире, хлороформе, ацетоне, спирте, плохо в бензине и нерастворима в воде. Вещество это оптически деятельное, $(L)_D=-33.9\%$. Ее натриевая и калиевая соли очень плохо растворимы в холодной воде и хорошо в горячей воде и водном спирте.

Получение оксидвухосновной кислоты (II). 5 г гальбановой кислоты смешивают с 35 г NaOH (или KOH) и растворяют в небольшом количестве воды. Смесь нагревают постепенно в фарфоровом тигле до 210—240° (при 215° смесь вспенивается) и при этой температуре выдерживают в течение 5—10 минут. Образуется сплав — однородная масса белого цвета. Сплав охлаждают, растворяют в воде и подкисляют разбавленной серной кислотой; выпавший осадок отфильтровывают и перекристаллизовывают из водного этанола. Т. пл. полученного вещества 225—226° (при медленном плавлении 215—219°). Выход 50—60%.

Полученное вещество хорошо растворяется в эфире, спирте и плохо в хлороформе, изоамиловом эфире, ксилоле, бензоле, не растворяется в воде. Спиртовый раствор этого вещества в присутствии хлорного железа окрашивается в фиолетовый цвет. Оксидвухосновная кислота оптически деятельна, $(L)_D=-68\%$.

Получение этилового эфира оксидвухосновной кислоты (IV). 2 г оксидвухосновной кислоты растворяют в 20 мл этанола и приливают 0.4 мл серной кислоты. Смесь кипятят в течение часа на водяной бане, затем выливают в холодную воду (100 мл) и экстрагируют эфиром; эфирный раствор промывают водой и содой. В содовый раствор переходит 2.1 г твердого продукта, выделившегося при подкислении. После перекристаллизации из петролейного эфира выделяется вещество с т. пл. 140—141.5° в виде игольчатых белоснежных кристаллов. Оно дает в спиртовом растворе с $FeCl_3$ фиолетовое окрашивание. Вещество это растворяется в хлороформе, спирте, эфире, в теплом петролейном эфире, не растворяется в воде. Его натриевые и калиевые соли хорошо растворяются в воде. Это вещество оптически деятельное, $(L)_D = -81.6\%$.

---

[1] Срединной летальной дозой LD_{50} называется доза исследуемого вещества, вызывающая гибель 50% подопытных животных.

[2] L. I. Reed a. H. Muench. (1938). Simple method of estimating 50 per cent'endpoints. Amer. Journ. Hyg., 27: 493—497.

В некоторых случаях этиловый эфир с т. пл. 140—141.5° был получен в смеси с этиловым эфиром, у которого т. пл. равна 136—138°. Последнее вещество хуже растворяется в петролейном эфире и спирте, но не отличается по составу и вращательной способности от этилового эфира с т. пл. 141°. Бактериостатическое действие этилового эфира с т. пл. 136—138° в 2 раза слабее действия этилового эфира с т. пл. 140—141.5°.

Получение метилового эфира оксидвухосновной кислоты (IV). Метиловый эфир был получен по прописи, приведенной выше для этилового эфира. Вещество это медленно кристаллизуется из петролейного эфира; его т. пл. 94—96°. В спиртовом растворе с $FeCl_3$ дает фиолетовое окрашивание.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 IV 1958).

В. И. Голосколов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ДЖУНГАРСКОМ АЛАТАУ

В течение двух весенне-летних сезонов 1955—1956 гг. нами были проведены специальные флористические сборы высших растений на юго-западных и южных отрогах Джунгарского Алатау. В течение мая, июня и первой половины июля мы посетили пустынные низкогорья и шлейфы гор Чулак, Кысты-Калкан, Улькун-Калкан, Матай, Алтын-Эмель, Урюкты, Катутау, Тюлькули, Аты-Джек (урочища Конурлен и Койбын), Долантау (урочище Кзыл-Джар) и верховья р. Борохудзир, включая перевал Юген-Тас. На этой территории в указанный период собран гербарий в количестве 8400 листов, заключающих 830 видов, из которых для издания эксикатов собрано 37 видов (примерно 2000 листов). К 4 видам сложноцветных критические заметки не написаны. Сборы поступили в основной фонд гербариев Института ботаники Академии наук Казахской ССР (Алма-Ата) и в Среднеазиатский гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (БИНа). Дубликаты сборов направлены в порядке обмена в БИН и частично в гербарии Томского и Московского университетов

Организация массовых флористических сборов на южном склоне Джунгарского Алатау была вызвана тем, что флора здесь слабо изучена и, кроме того, как показали работы Н. И. Рубцова (1946, 1948, 1956), она оказалась очень своеобразной. По его подсчетам (1956), флора Северного Тянь-Шаня, куда он относит и Джунгарский Алатау, в 1953 г. насчитывала 225 эндемов, из которых только Джунгарскому Алатау свойственно 66 видов (около 29% от общего количества северотяньшанских эндемов). В последней статье этот автор приводит полный список эндемов и указывает, что северотяньшанская группа «по природе своей не является однородной, так как корни их эндемизма различны» (Рубцов, 1956 : 33). Одни из них имеют бореальное, вторые восточно-центральноазиатское, третьи — переднеазиатское (иранское) происхождение. Большинство эндемичных видов молодые, прогрессивные. Небольшая часть эндемов имеет реликтовый характер.

На основании флористического анализа и особенностей распределения растительности Н. И. Рубцов (1950, 1955) при геоботаническом районировании Тянь-Шаня выделяет в Джунгарском округе особый Южноджунгарский геоботанический район, характеризующийся широким развитием ксерофильной растительности.

Наши исследования распространялись на пустынные низкогорья южного склона Джунгарского Алатау с преобладанием пустынных и степных типов растительности. Естественно поэтому, что флористически наиболее интересными оказались ксеротермные виды переднеазиатской (иранской) группы родства, на описании которых мы в основном и остановимся.

К южной (иранской) или, как ее назвал М. Г. Попов (1941: 32), «восточно-древнесредиземноморской» группе родства Н. И. Рубцов (1948, 1956) относит следующие виды, произрастающие в Джунгарском Алатау: *Asplenium ruta-muraria* L., *Ceterach officinarum* Willd., *Adianthum capillus-veneris* L., *Ephedra equisetina* Bge., *Andropogon ischaemum* L., *Cerasus tianschanicus* Pojark., *Scabiosa ochroleuca* L., *Echinops chanta-*

vicus Trautv., *Trichanthemis karataviensis* Rgl. et Schmalh., многие виды родов *Allium*, *Tulipa*, *Astragalus*, *Ferula* и др. Добавим к этому списку еще некоторые виды: *Apera interrupta* (L.) P. B., *Aegilops squarrosa* L., *Carex aneurocarpa* V. Krecz., *Lepirodiclis stellarioides* Schrenk, *Herniaria hispida* L., *Arabis auriculata* Lam., *Diptychocarpus striatus* (Fisch.) Trautv., *Tamarix hohenackeri* Bge., *Oedibasis apiculata* (Kar. et Kir.) K.-Pol., *Heterocaryum rigidum* DC., *Veronica intercedens* Bornm., *Galium tenuissimum* M. B. и *Steptorhamphus hispidulus* Rgl.

Кроме вышеперечисленных видов, имеющих более или менее широкий ареал, небезынтересно отметить растения, собранные нами на южном склоне Джунгарского Алатау, с более узким ареалом, ограниченным в основном отрогами этих гор, или же встречающиеся также в северном Тянь-Шане (в скобках указаны места сборов в Джунгарском Алатау; эти местонахождения для большинства перечисленных видов являются новыми): *Elymus regelii* Roshev. (по шлейфам вблизи перевала Алтын-Эмель), *Gagea iliensis* M. Pop. (ущелье Монча-Сай в горах Чулак), *Tulipa brachystemon* Rgl. (ущ. Монча-Сай), *Iris iliensis* P. Pol. (ущ. Монча-Сай), *Arthrophytum iliense* Iljin (горы Кысты-Калкан), *A. balchachense* (Iljin) Botsch. (горы Улькун-Калкан), *Silene gavrilovii* Krassn. (горы Чулак, Кысты-Калкан, Катутау), *S. holopetala* Bge. (горы Чулак), *Anemone schrenkiana* Juz. (ущ. Ит-Мурун в горах Матай), *Berberis iliensis* M. Pop. (рр. Борохудзир и Или), *Astragalus poljakovii* M. Pop. (верховья р. Борохудзир), *A. sarchanensis* Gontsch. (горы Тюлькули), *A. dshimensis* Gontsch. (ущ. Талды-Сай в горах Чулак), *A. nicolai* Boriss. (по шлейфам вблизи перевала Алтын-Эмель), *A. chorgossicus* Lipsky (уроч. Кзыл-Джар в горах Долантау), *A. semenovii* Bge. (горы Чулак, Матай и Катутау), *A. arganaticus* Bge. (ущ. Ит-Мурун), *A. alberti* Bge. (по шлейфам вблизи перевала Алтын-Эмель; отмечается еще для Монголии, — Грубов, 1955), *Oxytropis semenovii* Bge. (горы Чулак, Матай), *O. merkensis* Bge. (горы Матай, Урюкты), *O. chorgossica* Vass. (горы Матай, Суаттау), *Hedysarum aculeatum* Golosk. (горы Катутау, Суаттау), *H. iliense* B. Fedtsch. (шлейфы вблизи перевала Алтын-Эмель), *Zygophyllum fabagoides* M. Pop. (горы Катутау), *Haplophyllum dshungarica* Rubtz. (горы Катутау, Суаттау), *Krasnovia longiloba* (Kar. et Kir.) M. Pop. (горы Чулак, Матай), *Cachrys herderi* Rgl. (ущ. Талды-Сай), *Seseli iliense* (Rgl. et Schmalh.) Lipsky (горы Катутау, Суаттау), *S. soongorica* Schischk. (уроч. Кзыл-Джар), *Limonium semenovii* (Herd.) Ktze. (уроч. Кзыл-Джар.; отмечается для Монголии, — Грубов, 1955), *Lappula occultata* M. Pop. (горы Чулак, Матай, Тюлькули), *L. rupestris* ssp. *alatavica* M. Pop. (верховья р. Борохудзир), *Scutellaria alberti* Juz. (горы Чулак, Матай), *Eremostachys iliensis* Rgl. (горы Чулак, Матай), *Linaria transiliensis* Kuprian. (горы Матай, Кысты-Калкан, Катутау, Тюлькули), *Rubia deserticola* Pojark. (горы Чулак, Суаттау), *Matricaria songorica* Bge. (горы Чулак, Катутау), *Kaschgaria komarovii* (Krasch. et Rubtz.) P. Pol. (Катутау; отмечается для Монголии, — Грубов, 1955), *Echinops chantavicus* Trautv. (ущ. Монча-Сай, Кзыл-Аус), *Cousinia dolicholepis* Schrenk (шлейфы Монча-Сая), *Saussurea ninae* Iljin (ущ. Тюлькули), *Jurinea semenovii* (Herd.) C. Winkl. (ущ. Талды-Сай и Кзыл-Аус), *Crepis abolinii* M. Pop. (горы Чулак, Матай, Тюлькули).

Прежде чем перейти к описанию остальных флористических новинок южного склона Джунгарского Алатау мы кратко остановимся на ботанико-географической характеристике места работы экспедиции. Здесь наряду с типичными солянковыми и полынными пустынями, расположенными на каменистых и песчаных, глинистых и солончаковых субстратах (Приилийская долина и шлейфы гор), встречаются степные и кустарниковые формации (в горах), а также фрагменты луговых и реже лесных ценозов. На южном склоне Джунгарского Алатау снизу вверх распространены: пояс полынных остепненных пустынь, степной, субальпийский и альпийский пояса (Рубцов, 1948, 1955). Первые два пояса, где и протекала работа экспедиции, располагаются в пределах высот от 1000—1500 до 2400—2500 м над ур. м. Здесь господствуют полынные и солянковые формации, на каменистых разностях обычен тас-биюргун (*Nanophyton erinaceum* [Pall.]Bge.), а на каменистых склонах — подушковидные полукустарники *Helianthemum songoricum* Schrenk и *Convolvulus tragacanthoides* Pall. В местах контакта со степью встречаются ковыльно-полынные ассоциации. Наиболее широко развитым поясом на южном склоне Джунгарского Алатау является степной, с преобладанием в покрове тырсы — *Stipa capillata* L., типчака — *Festuca sulcata* Hack. и бородача — *Andrapogon ischaemum* L., к которым часто примешиваются кустарники — спирея (*Spiraea hypericifolia* L.), роза (*Rosa plathyacantha* Schrenk) и жимолость (*Lonicera microphylla* Willd.). Еловые леса, так же как и луга, здесь представлены слабо и не образуют определенного пояса.

В результате недавних флористических исследований в южных отрогах Джунгарского Алатау число видов с южными среднеазиатскими и иранскими связями значительно возросло. Остановимся вкратце на некоторых уже известных фактах. Во время сборов на различных отрогах южного склона Джунгарского Алатау нами были сделаны и частично опубликованы некоторые интересные флористические находки. Так, в каньоне р. Коксу в 1949 г. был найден (Голоскоков, 1954) в реликтовом состоянии монотипный среднеазиатский род *Aflatunia ulmifolia* (Franch.) Vass., выделенный И. Т. Васильченко (1955) из рода *Amygdalus* и описанный им по образцам из района р. Афлатун. На основании анализа флористических взаимоотношений этого рода с другими систематическими единицами были установлены не только среднеазиатские связи, но и более отдаленные, ведущие в Восточную Азию (Попов, 1929; Костина и Линчевский, 1932; Васильченко, 1953; Голоскоков, 1958). Позднее в горах Чулак нами было описано (Голоскоков, 1957а) также реликтовое самое северо-восточное местонахождение отдельных рощиц и деревьев каркаса кавказского — *Celtis caucasica* Willd. В тех же горах был описан (Голоскоков, 1957б) новый вид чезнеи — *Chesneya dshungarica* Golosk., также находящейся в реликтовом состоянии, так как два других близких вида, *C. ternata* (Korsh.) M. Pop. и *C. turkestanica* Franch., находятся далеко на западе в горах Западного Тянь-Шаня. Кроме чезнеи, в горах Чулак был описан новый вид олиготипного рода лепехиниеллы — *Lepechiniella michaelis* Golosk., (Голоскоков, 1957в), с родственными связями, протягивающимися на запад — в Памиро-Алай.

В заключение приведем список растений южной (иранской) группы родства, которые нашей экспедицией впервые собраны в Джунгарском Алатау, а также весьма редких видов, имеющих здесь свой крайний северо-восточный предел распространения (список составлен по общепринятой системе с указанием места сбора каждого вида в Джунгарском Алатау и его ближайшего ранее известного нахождения).

Cheilanthes persica (Bory.) Mett. В горах Чулак, ущ. Талды-Сай. Ближайшее нахождение — Чу-Илийские горы (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

Adianthum capillus-veneris L. Ущ. р. Хоргос (Рубцов, 1948). Ближайшее нахождение — горы Каратау и Западного Тянь-Шаня.

Henrardia persica (Boiss.) Hubb. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура в Заилийском Алатау.

H. glabriglumis (Nevski) Czvel. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура в Заилийском Алатау.

Lolium persicum Boiss. В горах Суаттау (на пестроцветных толщах). Ближайшее нахождение — в горах Каратау и в Западном Тянь-Шане.

Elymus karataviensis Roshev. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай, ущ. Чулак-Джигде и Кзыл-Аус и в горах Матай, ущ. Туз-Асу. Ближайшее нахождение — горы Сюгаты и Богуты в Заилийском Алатау (сборы В. Голоскокова).

Carex alexeenkoana Litv. В горах Тюлькули, в ущ. р. Тюлькули. Ближайшее нахождение — Заилийский Алатау.

Eremurus cristatus Vved. По шлейфам вблизи ущ. Монча-Сай в горах Чулак. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

E. fuscus Vved. В горах Чулак, ущ. Кзыл-Аус и в горах Матай, ущ. Туз-Асу. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

E. robustus Rgl. В горах Чулак, ущ. Кзыл-Аус. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

Allium setifolium Schrenk. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — р. Чарын, урочище Бортогой; Богуты и Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

A. talassicum Rgl. В горах Чулак, ущ. Кзыл-Аус. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

Celtis caucasica Willd. В горах Чулак, ущ. Талды-Сай, Кзыл-Аус. Ближайшие нахождения — р. Малая Алматинка в Заилийском Алатау; р. Чербокты в Чу-Илийских горах (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

Atraphaxis pyrifolia Bge. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

Suaeda dendroides (C. A. M.) Moq. В горах Катутау (на пестроцветных толщах). Ближайшее нахождение — горы Кату в отрогах Кетменского хребта у р. Чарын (сборы В. Голоскокова).

Minuartia meyeri (Boiss.) Bornm. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау (Попов, 1940).

M. litwinowii Schischk. В горах Матай, ущ. Ит-Мурун. Ближайшее нахождение — горы Каратау.

Nigella integrifolia Rgl. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Чу-Илийские горы, ущ. Ргайты (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

Ceratocephalus falcatus (L.) Pers. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура и Б. Богуты в Заилийском Алатау (Попов, 1940).

Leontice ewersmannii Bge. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Чу-Илийские горы (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

Glaucium fimbrilligerum Boiss. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Киргизский Алатау.

Papaver litwinowii Fedde. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау (Попов, 1940).

Sisymbrium subspinescens (F. et M.) Bge. В горах Катутау (на пестроцветных толщах). Ближайшее нахождение — горы Б. Богуты в Заилийском Алатау (Попов, 1940) и уроч. Сары-Тогой на Чарыне (сборы В. Голоскокова).

Alyssum stenostachyum Botsch. et Vved. В горах Матай, ущ. р. Матай. Ближайшее нахождение — горы Каратау.

Draba huetii Boiss. В горах Чулак, ущ. Чулак-Джигде и в горах Матай, ущ. Матай. Ближайшее нахождение.— горы Сюгаты в Заилийском Алатау (сборы В. Голоскокова) и Чу-Илийские горы (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

Crambe kotschyana Boiss. В горах Чулак, ущ. Кзыл-Аус. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау (Попов, 1940).

Orthurus heterocarpus (Boiss.) Juz. В горах Чулак, ущ. Чулак-Джигде и Кзыл-Аус. Ближайшее нахождение — горы Сюгаты в Заилийском Алатау.

Trigonella geminiflora Bge. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай и в горах Алтын-Эмель вблизи перевала Алтын-Эмель. Ближайшее нахождение — уроч. Капчигай на р. Или.

Caragana balchaschensis (Kom.) Pojark. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай и в горах Улькун-Калкан и Катутау. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау (сборы В. Голоскокова).

Chesneya dshungarica Golosk. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай и Кзыл-Аус. Эндем. Родственные виды находятся в горах Западного Тянь-Шаня.

Astragalus campylorrhynchus Fisch. et Mey. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

A. drobovii M. Pop. et Vved. В горах Кысты и Улькун-Калканах. Ближайшее нахождение — ст. Илийское.

Oxytropis gorbunovii Boriss. Горы Матай, уроч. Коянкоз. Ближайшее нахождение — Кегенская долина (рр. Кегень, Текес, Баянкол).

Bibersteinia multifida DC. В горах Чулак, вблизи ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

Haplophyllum multicaule Vved. В горах Катутау и Кысты-Калкан. Ближайшее нахождение — горы Б. Богуты в Заилийском Алатау.

Andrachne rotundifolia C. A. M. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай, Теректы-Сай, Талды-Сай и в горах Кысты-Калкан и Катутау. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

Euphorbia jaxartica Prokh. В горах Матай, уроч. Коянкоз и Долантау, уроч. Кзыл-Джар. Ближайшее нахождение — Чу-Илийские горы.

E. turkomanica Boiss. В горах Кысты-Калкан и Катутау. Ближайшее нахождение — Тянь-Шань.

Epilobium almaatense Steinb. В горах Суаттау, уроч. Аяксаз. Ближайшее нахождение — ущ. Талгар в Заилийском Алатау.

E. tianschanicum Pavl. В горах Суаттау, уроч. Аяксаз. Ближайшее нахождение — ущ. Тургень в Заилийском Алатау.

Macrotomia euchroma (Royle) Pauls. В горах Матай, ущ. Ит-Мурун и Тюлькули. Ближайшее нахождение — горы Турайгыр в Заилийском Алатау (Голоскоков, 1956).

Lepechiniella michaelis Golosk. В горах Чулак, ущ. Кзыл-Аус. Эндем. Близкие виды находятся в Памиро-Алае.

Lappula sinaica (DC.) Aschers. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

Heterocaryum oligacanthum (Boiss.) Bornm. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура в Заилийском Алатау (сборы В. Голоскокова).

Rochelia peduncularis Boiss. В горах Матай, ущ. Матай и Урюкты. Ближайшее нахождение — горы Сюгаты в Заилийском Алатау (Попов, 1940).

Veronica chantavica Pavl. В горах Чулак, ущ. Теректы-Сай и Матай, уроч. Кара-Каска и Ит-Мурун. Ближайшее нахождение — горы Сюгаты в Заилийском Алатау (сборы В. Голоскокова) и Чу-Илийские горы, Хантау.

V. tenuissima Boriss. В горах Чулак, ущ. Талды-Сай. Ближайшее нахождение — горы Каратау.

Leptunis trichoides (J. Gay.) Schischk. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай, Чулак-Джигде, Катутау, уроч. Конурлен и Долантау, уроч. Кзыл-Джар. Ближайшее нахождение — горы Сюгаты и Богуты в Заилийском Алатау (Попов, 1940).

Valeriana ficariaefolia Boiss. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай и Теректы-Сай. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

Valerianella oxyrrhincha Fisch. et Mey. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура в Заилийском Алатау.

V. plagiostephana Fisch. et Mey. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай, Чулак-Джигде и Кзыл-Аус; в горах Матай, ущ. Ит-Мурун и в горах Урюкты. Ближайшее нахождение — Сюгатинские горы в Заилийском Алатау.

V. cymbaecarpa C. A. M. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура в Заилийском Алатау.

Codonocephalum grande (Schrenk) B. Fedtsch. В горах Чулак, ущ. Чулак-Джигде, Кзыл-Аус. Ближайшее нахождение — ущ. Тургень в Заилийском Алатау.

Tanacetum umbelliferum Boiss. В горах Чулак, шлейфы вблизи ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — уроч. Карой на р. Или, далее в Каратау и Западном Тянь-Шане.

Trichanthemis karataviensis Rgl. et Schmalh. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай, Чулак-Джигде и Теректы, в горах Долантау, уроч. Кзыл-Джар. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура и Сюгаты в Заилийском Алатау (на северо-восток этот вид проходит в Джунгарские ворота).

Cousinia lappacea Schrenk. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Чу-Илийские горы (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

C. karatavica Rgl. et Schmalh. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — Чу-Илийские горы, ущ. Ргайты (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

C. leiocephala Juz. В горах Чулак, ущ. Монча-Сай. Ближайшее нахождение — ущ. Иссык в Заилийском Алатау.

Plagiobasis centauroides Schrenk. В горах Аты-Джек, уроч. Койбын и в горах Долантау, уроч. Кзыл-Джар. Ближайшее нахождение — горы Пшук-Нура, ущ. Тургень в Заилийском Алатау (на восток проникает в Кульджу).

Lactuca auriculata DC. В горах Чулак, ущ. Талды-Сай. Ближайшее нахождение — Киргизский хребет.

Crepis pulchra L. В горах Чулак, ущ. Чулак-Джигде. Ближайшее нахождение — Чу-Илийские горы (Гамаюнова и Голоскоков, 1949).

Подавляющее большинство указанных видов собрано в Джунгарском Алатау впервые, что представляет значительный научный интерес.

В Джунгарском Алатау находится крайний северо-восточный предел распространения этих видов; основной ареал их протягивается на юго-запад к Ирану. Произрастание в Джунгарском Алатау большинства перечисленных выше растений, а также древесных пород, таких, как *Aflatunia ulmifolia* (Franch.) Vass. и *Celtis caucasica* Willd. (Голоскоков, 1954, 1957а), во-первых, указывает на то, что здесь находится сильно обедненное убежище (рефугиум) древней флоры третичного возраста и во-вторых, свидетельствует о более широких флористических связях ксерофитной флоры Джунгарского Алатау с отрогами Тянь-Шаня (междуречья Чарын-Чилик, Чу-Илийские горы, Каратау, Западный Тянь-Шань) и с более южными хребтами Средней Азии и Ирана. Наши флористические исследования подтверждают обоснованное Н. И. Рубцовым (1950 1955) геоботаническое районирование Тянь-Шаня и, в частности, выделение в качестве самостоятельной единицы Южноджунгарского геоботанического, (а следовательно, и флористического) района, резко отличающегося от смежных районов Джунгарского Алатау преобладанием в покрове ксерофитной растительности.

Литература

Васильченко И. Т. (1953). К вопросу о систематическом положении *Amygdalus ulmifolia* (Franch.) M. Pop. Бот. матер. Гербария БИНа АН СССР, *XV*. — Васильченко И. Т. (1955). Афлатуния — новый род из сем. *розоцветных*. Бот. матер. Гербария БИНа АН СССР, *XVIII*. — Гамаюнова А. П. и В. П. Голоскоков. (1949). Материалы к флоре и растительности Чу-Илийских гор. Изв. АН Казахск. ССР, сер. бот., *IV*. — Голоскоков В. П. (1954). Миндаль вязолистный в Джунгарском Алатау. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, *17*. — Голоскоков В. П. (1956). Материалы к флоре хребта Турайгыр (восточная оконечность Заилийского Алатау). Тр. Инст. бот. АН Казахск. ССР, *III*. — Голоскоков В. П. (1957а). Каркас кавказский в Джунгарском Алатау. Бот. журн., 1. — Голоскоков В. П. (1957б). Систематические заметки о бобовых Казахстана. Бот. матер. Гербария БИНа АН СССР, *XVIII*. — Голоскоков В. П. (1957в). Критические заметки и новые виды растений из Казахстана. Список растений Гербария Флоры СССР, *XIV*. — Голоскоков В. П. (1958). О ботанико-географических связях афлатунии вязолистной. Изв. АН Казахск. ССР, сер. бот., *III*. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс., *67*. — Костина К. Ф. и И. А. Линчевский. (1932). *Prunus silvestris* M. Pop. и его формы. (К познанию процессов гибридизации в природе). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. VIII, *1*. — Попов М. Г. (1929). Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., *XXII*, 3. — Попов М. Г. (1940). Флора Алмаатинского государственного заповедника. Тр. Алмаат. гос. заповедн., *III*. — Попов М. Г. (1941). Географо-генетические элементы флоры Алмаатинского заповедника. Растительность Казахстана, *II*. Тр. Казахск. ФАН СССР, *20*. — Рубцов Н. И. (1946). О ботанико-географических связях Джунгарского Алатау с Алтаем и Тянь-Шанем. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., *LI*, 6. — Рубцов Н. И. (1948). Растительность Джунгарского Алатау. — Рубцов Н. И. (1950). О геоботаническом районировании Тянь-Шаня. Бюлл. МОИП. Отд. биолог., *LV*, 4. — Рубцов Н. И. (1955). Геоботаническое районирование Северного Тянь-Шаня. Изв. АН Казахск. ССР, сер. биолог., *X*. — Рубцов Н. И. (1956). Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи. Бот. журн., 1.

**Институт ботаники
Академии наук
Казахской ССР,
Алма-Ата.**

(Получено 28 VIII 1958).

В. В. Иванов

ОСТАТКИ ЛЕСОВ В ДОЛИНАХ УЗЕНЕЙ

Одной из характерных черт большинства небольших степных рек Юго-Востока, в особенности рек, протекающих по Прикаспийской низменности, является полная безлесность их долин. Здесь нет не только обычных в западных степях пойменных лесов, называемых уремой или левадой, но даже прирусловые ивняки по берегам этих рек либо полностью отсутствуют, либо встречаются крайне редко. Чаще всего плесы, на которые распадается река, бывают обрамлены мощными лентами камыша, тростника или рогозов, к которым почти вплотную, отделяясь от них лишь небольшим береговым склоном, примыкает обычная степная растительность, типичная для окружающих равнин. В то же время по долинам рек (Еруслана, Иргиза, Бузулука и др.), протекающих несколько севернее или западнее, встречаются более или менее хорошо сохранившиеся участки пойменных лесов.

Невольно возникает вопрос, чем же объяснить отсутствие леса на речках Прикаспия? Ответ на него может быть двояким: можно, ссылаясь на климатические и почвенные особенности прикаспийских степей и пустынь, говорить об отсутствии здесь условий для расселения лесов, рассматривая безлесие речных долин как исконное, первичное явление, или же следует предположить, что эти долины в прошлом были облесены и леса исчезли в силу тех или иных причин. Решение этого вопроса имеет не только теоретический интерес, но приобретает и большое практическое значение в связи с осуществлением в степях Юго-Востока лесомелиоративных и гидротехнических работ. В первую очередь это относится к рекам северной части Прикаспийской низменности и в их числе к Большому и Малому Узеням. Обе эти реки начинаются в предсыртовых равнинах Общего Сырта, но все среднее и нижнее течение их проходит в пределах Прикаспийской низменности, с ее комплексными, пестрыми степями на севере и песками и солонцами на юге. Лесов здесь нет совершенно и лишь кое-где, на редких участках поймы встречаются небольшие группки ивняков, одиночные тополя и ветлы, издалека заметные на однообразном фоне белополынно-типчаковой степи. Особенно интересны изредка обнаруживающиеся в долинах обеих рек заросли *Rosa cinnamomea* и *Rhamnus cathartica*, сопровождаемые *Rubus caesius*, *Geranium tuberosum*, *Leonurus cardiaca*, *Tanacetum vulgare*, *Chamaenerium angustifolium*, *Lythrum salicaria*, *Althaea officinalis*, *Vincetoxicum officinale*, *Filipendula hexapetala*, *Thalictrum minus*, иногда *Humulus lupulus* и другими представителями мезофильного разнотравья, свойственного обычно лесным опушкам и более северным лугам лесостепи и совершенно не гармонирующего с *Festuca sulcata*, *Artemisia lercheana*, *Kochia prostrata*, *Limonium* spp. и другими представителями окрестных степей. Любопытно, что подобные островки луговых и лесостепных растений прослеживаются далеко к югу, вплоть до впадения обоих Узеней в Камыш-Самарские озера, невольно наводя исследователя на мысль о том, что когда-то здесь были леса. Известно, что указания на обильную облесенность Узеней имеются у П. С. Палласа и И. И. Лепехина, отмечавших (со слов своих спутников) обилие леса по обеим рекам, но к этим сообщениям всегда относились более чем скептически, и Узени, как и прочие реки Прикаспия, считались совершенно безлесными.

Летом 1951 г. нам удалось обследовать участок Большого Узеня в 10—12 км к югу от пос. Александров-Гай. Неожиданно мы обнаружили здесь значительный массив типичного пойменного леса, протянувшегося почти на 7—8 км вниз по течению реки.

В этом месте речная долина, окруженная степью, достигает 2—3 км в ширину. По долине многочисленными петлями изгибается река. Правый, западный берег реки высок и крут; он то обрывается к реке отвесными уступами до 25—30 м высоты, то образует спускающиеся к воде более пологие, но все же крутые склоны с углом падения в 45—60°. Левый, восточный, берег долины образован многочисленными луками (диаметр которых чаще всего колеблется в пределах 2—3-х км), постепенно повышающимися по мере удаления от реки и также постепенно сливающимися со степной равниной. Последняя покрыта белополынными ассоциациями, в большинстве случаев сложившимися под влиянием неумеренного выпаса. Русло реки образовано длинными, в несколько километров длиной, неширокими (20—25 м), но очень глубокими плесами; глубина их доходит до 6—7 м. Вдоль самого берега, вплотную прижимаясь к подводному обрыву его, тянутся узкие полосы *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris* и *Phragmites communis*. Мощные заросли тростника до 4 м высоты покрывают также перекаты между плесами, по которым можно перебраться с одного берега на другой. У самой воды, купаясь в ней своими ветвями, густо разрослись ивы, преимущественно *Salix viminalis*. На осыпях, внизу обрывов правого берега, в тех местах, где на дневную поверхность выходят засоленые породы бакинского и апшеронского ярусов, изредка встречаются участки с *Salicornia herbacea*, *Limonium gmelini*, *Alhagi pseudalhagi*. Здесь же растут мощные кусты *Tamarix pallasii*, достигающего в этом районе наиболее северо-западной границы своего ареала. Рядом с тамариксом, образуя причудливые сочетания с ним, но на других породах, растут *Rosa cinnamomea*. *Lonicera tatarica*, *Salix* spp., сопровождаемые обычным луговым разнотравьем.

Пологие склоны правого берега и все луки левобережья густо поросли молодым лесом. По правому берегу, выше всех других растений и выходя по отдельным ложбинкам и канавкам в степь, растут одиночные кусты и небольшие группы жимолости татарской, крушины слабительной и *Acer tataricum*. Высота всех этих кустарников колеблется в пределах 1.5—2 м. Все они плодоносили и, несмотря на чрезвычайно неблагоприятные условия года исследований (за всю весну и лето выпало не более 40 мм осадков), дали к началу июля весьма значительный прирост, равный у клена 10—45 см, у жимолости 7—32 см и у крушины 4—8 см. Вокруг кустов находятся небольшие участки типчаково-ковыльной степи со свойственным ей разнотравьем (*Veronica spuria*, *V. incana*, *Phlomis tuberosa*, *Verbascum phoeniceum* и др.). Здесь же встречаются одиночные, но довольно частые кусты *Spiraea crenata*, которая вместе с жимолостью поднимается по склону выше других растений.

Несколько ниже, на расстоянии 10—12 м от края степи, начинаются густые. в полном смысле слова непролазные заросли, состоящие преимущественно из шиповника и жимолости, к которым во все большем количестве присоединяются молодые экземпляры *Ulmus laevis*. Тонкие (3—4 см у основания, 2.5 см на высоте груди) стволы вяза поднимаются до высоты 3—4 м и вместе с кленом татарским и кустарниками образуют довольно густой полог, под сенью которого резко меняется состав травостоя. Здесь обильно встречается *Humulus lupulus*, сплошь переплетающий стволы деревьев. внизу стелется *Rubus caesius*, в изобилии встречаются *Aristolochia clematitis*, *Asparagus officinalis*, *Melica nutans* и *Poa pratensis*.

В этой же части леса обнаружены одиночные кусты плодоносящего *Cotoneaster melanocarpa*. Местами лес, несмотря на свою молодость, настолько густ, что травы исчезают совсем, и под деревьями лежит мертвая лесная подстилка. Состояние деревьев удовлетворительное. Прирост вяза к июлю составил 15—43 см. Имеется частая и хорошо развивающаяся корневая поросль вяза, а для клена татарского установлено нормальное семенное возобновление.

В нижней трети склона, на расстоянии 20—22 м от воды и на высоте 10—12 м над водой, под деревьями и на их нижних ветвях располагаются мощные отложения тростникового плавника, свидетельствующие о высоте подъема паводковых вод. Изменение гидрологического режима сейчас же сказывается на составе леса: редеет вяз. на смену которому появляется *Populus alba*, а среди кустарникового яруса все большую роль начинают играть *Salix viminalis* и *S. triandra*. Тополя, несмотря на свою молодость, достигают 3—4 и больше метров в высоту, при диаметре у основания от 4 до 9 см, а на высоте груди от 2 до 5 см. Прирост молодых ветвей в среднем равен 30—40 см. В этой тополевой части леса особенно густ покров ежевики, сквозь которую изредка пробиваются *Galium boreale* и *Lythospermum officinale*.

Еще ниже, на высоте 2—3 м над урезом воды, тянется сплошная лента ивняков. лишь кое-где прерывающаяся; в местах, свободных от ивняков, образуются небольшие лужайки, густо поросшие роскошно развивающейся *Artemisia procera*, среди которой изредка попадаются *Lythospermum officinale*, *Glycyrrhiza glabra*, *Glechoma hederacea* и *Stachys silvatica*.

Несколько иной характер носят лесные участки левого берега, занимающие более низкие луки. Поверхность их чрезвычайно неровная: на всем протяжении луки встречаются довольно глубокие лощины, отделяемые друг от друга луговыми гривами. Направление их совпадает с дугообразно изогнутой линией берега, параллельно которой они протягиваются.

Луки, расположенные выше по течению, еще сравнительно недавно использовались в качестве сенокоса, благодаря чему деревья на них растут единичными, но частыми куртинами, тогда как луки, лежащие ниже, почти целиком покрыты густым молодым лесом. В прибрежной части лук и по межгривным лощинам пышно разросся *Phragmites communis*, но среди него постоянно встречаются мощные кусты *Salix viminalis*, а немного повыше и жимолость, самосев которой чувствует себя совсем не плохо под тенью тростника. В меньших по глубине понижениях кроме них обычен клен татарский, которому сопутствуют крушина и изредка *Prunus spinosa*. Здесь же, а также на гривах и по их склонам расположены густые заросли молодого вяза, под которым находится непроходимая чаща шиповника и жимолости. Оба эти кустарника, впрочем, широко распространены по всему лесу независимо от рельефа, встречаясь как на высоких гривках, так и в понижениях, а в зарослях тростника доходя до самой воды. Нередко, на наиболее высоких гривах, вместе с вязом встречается хорошо плодоносящая *Padus racemosa*, в этой же части леса найдены одиночные яблони *Malus silvestris*.

Состояние всех деревьев и кустарников левого берега вполне хорошее. Не образуя сплошного леса на всем протяжении лук, прерываясь то зарослями кустарников, то небольшими участками открытого луга, деревья, однако, занимают не менее двух третей всего пространства каждой луки; они располагаются то отдельными группами. имеющими несколько метров или даже десятков метров в диаметре, то длинными и широкими полосами в 12—30 м шириной, в которых кроны настолько сомкнуты, что

Микроклиматические условия на участках, занятых различными ассоциациями (р. Большой Узень, 10—12 км к югу от Александрова-Гая)

Ассоциация	Время наблюдения	t° воздуха на высоте 1.5—2 м	t° воздуха у поверхности почвы	t° почвы на глубине 20 см	Относительная влажность воздуха
Открытая луговая грива под костро-во-дербенниковой ассоциацией . . .	9 ч. 25 м.	29°	32.5°	22.5°	38%
Вязовник с шиповником и ежевикой на гриве	9 ч. 25 м.	27.5°	26°	15°	51%
Кленовник с шиповником и ежевикой на верхнем склоне гривы	9 ч. 25 м.	28°	27°	17°	41%
Ивняки в межгривной лощине . . .	9 ч. 25 м.	27°	22°	17°	54%
Заросли жимолости и шиповника на гриве	9 ч. 25 м.	30°	26.5°	20°	35%
Открытая типчаково-белополынная степь правого берега	8 ч. 30 м.	29°	31°	26.2°	27%
Осоково-тростниковые заросли у края воды по левому берегу Узеня . .	8 ч. 30 м.	26.5°	21°	18°	60%

кроме ежевики в подлеске нет никаких других растений. Высота деревьев колеблется в пределах 3—4.5 м, высота кустарников составляет около 1.5 м; величины прироста такие же, как и на правом берегу.

Любопытно, что, хотя высота леса сравнительно невелика и он очень молод, в нем уже достаточно отчетливо проявляются различия в микроклимате разных участков.

Проведенные 30 VI 1951 наблюдения дали следующие результаты (см. таблицу).

Возраст большинства деревьев не превышает 8—9 лет, но, несмотря на молодость леса и его небольшую высоту, в нем поселились соловьи, трели которых с удовольствием слушали участники нашей экспедиции.

На участках, лишенных деревьев, расстилаются густые заросли грубого, с деревянистыми стеблями, разнотравья, в котором преобладают *Lythrum virgatum* и *Lythospermum officinale*. Оба они, так же как и тростник, не особенно мешают возобновлению деревьев и кустарников, поэтому среди них довольно часто встречается самосев клена татарского, шиповника и главным образом жимолости.

Под дербенником, в угнетенном состоянии, не доходя в большинстве случаев до цветения, развиваются *Bromus inermis*, *Agropyrum pectiniforme* и *Agropyrum repens*, сообщества которых, очевидно, еще недавно господствовали на лугах. Из разнотравья нередки *Glycyrrhiza glabra*, *Silene viscosa*, *Galium boreale*, *Salvia pratensis* и *Veronica longifolia*. Особенно мешают движению по густой и высокой (по пояс) траве *Vicia cracca* и *Vincetoxicum officinale*, оплетающие стебли более высокорослых трав и кустарников. Кустарники и деревья по обоим берегам явно наступают на луг, но, к сожалению, их распространению мешает человек, нещадно вырубающий молодые деревца. Об этом говорят многочисленные следы свежих вырубок в виде крупных отрубленных ветвей, остатков старых сучьев на пнях и хвороста. Об этом же свидетельствует обильная корневая поросль вяза, о которой говорилось выше.

К счастью для леса, выпас скота в нем невелик и повреждения от потрав обнаруживаются редко, преимущественно вблизи дорог, проходящих через луки. Нет никакого сомнения в том, что при самой примитивной охране восстановление леса могло бы идти более быстрыми темпами.

Чрезвычайно характерной чертой рельефа на обоих берегах Большого Узеня являются многочисленные ямы в 3—4 м шириной и до 1 м глубиной, в большинстве своем занятые группами кустарников и молодых деревьев. Расчистка двух таких ям, предпринятая нами, позволила обнаружить в них перегнившие остатки толстых древесных корней. Основываясь на этом, можно считать, что ямы являются результатом не только вырубки, но и выкорчевки деревьев, осуществленной в сравнительно недалеком прошлом. Это предположение подтвердилось. Нам удалось встретить двух глубоких стариков, уроженцев Александрова-Гая, рассказавших, что еще на их памяти, в 80-х годах прошлого столетия, по Узеню росли вековые леса, состоявшие из вяза и даже из дуба, в которых молодежь скрывалась от рекрутских наборов. Эти сообщения перекликаются с тем, что мы слышали в низовьях Узеней, в районе Камыш-Самарских озер, от стариков — уральских казаков в пос. Фокей. Они рассказали нам, что значительная часть леса, из которого выстроены дома их поселка, заготавливалась в верхнем течении Узеней и сплавлялась по этим рекам. Наличие здесь в прошлом лесов подтверждается также историческими документами. В Астраханском областном архиве имеется относящееся к 1777 г. донесение командира Узеньской крепости Мантейфеля астраханскому генерал-губернатору о том, что «уральский казак Ружейников с товарищами воровски рубили лес» по берегам Большого Узеня. Косвенным подтверждением былой облесенности обеих речных долин Узеней являются названия ряда расположенных на них населенных пунктов. Таковы Орлов-Гай, Осипов-Гай, Александров-Гай (напомним, что украинское слово «гай» означает лес), Березовка, Русская Таловка, Казталовка и т. д. В последней еще сохранились старожилы, которые помнят время, когда в окрестностях поселка были тополево-осиновые рощи.

Леса описываемого нами участка были полностью уничтожены в начале нашего столетия, затем они стали восстанавливаться, но постоянные порубки задерживают этот процесс. Последний раз сплошная их вырубка была проведена в конце 30-х годов.

Очевидно, сперва после уничтожения леса здесь развились обычные для нашего района сочетания поемных лугов, представленные кострово-житняковыми и пырейными ассоциациями, но задержки с сенокосом и, возможно, редкая посещаемость лугов скотом создали условия для разрастания кустарников, а позже и деревьев.

Характерен целиком европейский облик этих лесных участков, не отличающихся существенно от аналогичных пойменных лесов по Иргизу и Уралу. Отличие заключается лишь в том, что еще сохранились пойменные дубравы, уничтоженные по Узеню.

Учитывая многочисленные находки мезофильных кустарников по долинам обоих Узеней и обнаруженный нами пойменный лес по Большому Узеню, следует думать, что еще недавно, в конце XVIII и первой половине XIX в., в долинах этих рек существовали более или менее крупные рощи, уничтоженные в результате деятельности человека. Можно предположить, что, смыкаясь с не менее облесенными долинами Иргиза и Еруслана (напомним об остатках лесов у последней реки в виде широко известной Салтовской дубравы) и с сыртовыми колками и дубравами Общего Сырта, эти леса образовывали полосу, тянувшуюся от Волги до южных предгорий Уральского хребта.

Непосредственным практическим выводом из сказанного является признание сравнительно легкой возможности облесения долин обоих Узеней и создания по ним мощных лесных заслонов, ибо там, где леса когда-то росли, их можно восстановить без особых затрат. Нет нужды останавливаться на том влиянии, которое окажут эти леса на гидрологический режим и метеорологические условия окрестных степей.

После 1951 г. нам удалось еще несколько раз побывать в обнаруженном нами леске и пришлось с горечью отметить, что за последние годы он стал варварски уничтожаться. Вырублены многие наиболее взрослые деревья, появилось множество скотобойных тропок, проложенных пасущимися здесь овечьими отарами, и, очевидно, недалеко время полного уничтожения этого реликтового лесного островка. К сожалению, не помогли наши обращения в правления колхозов имени Чапаева и «2-й пятилетки», на территории которых расположен лесок, разговоры с ответственными работниками Александров-Гайского района и опубликованная в областной саратовской газете «Коммунист» заметка об охране этого урочища. В то же время этот лес представляет настолько большой интерес (и как реликт, и как участок, где сближаются друг с другом типичные лесные и пустынные виды), что он безусловно должен быть взят под охрану, для чего необходимо вмешательство центральных органов и прежде всего Всесоюзного ботанического общества и Комиссии по охране природы при Академии наук СССР.

Уральский
педагогический
институт,
Уральск.

(Получено 29 VII 1957).

Г. В. Васильченко

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ *MALUS PALLASIANA* JUZ. НА АЛТАЕ

С 1 рисунком

В районах северо-восточной зоны плодоводства яблоня является основной плодовой породой. Важное место среди видов яблони здесь принадлежит сибирской яблоне. Она находит разнообразное применение и в первую очередь как подвой. Эта яблоня служила и служит основой для создания ряда зимостойких сортов, выращиваемых в виде открытой (неприземленной) формы. В природном ареале сибирская яблоня служит для местного населения плодовым деревом; широко применяется она и в полезащитном лесоразведении и в декоративном садоводстве.

В диком виде сибирская яблоня, или по классификации С. В. Юзепчука (1939) яблоня Палласа (*Malus pallasiana* Juz.), встречается в Восточной Сибири, начиная от Иркутска, и проникает дальше на восток в Забайкалье, доходя до берегов Тихого океана (Дягилев, 1936). На юг она заходит в Монгольскую Народную Республику по долинам рр. Селенги, Онона, Орхона, Иро, Ульдзи, Керулена и др. (Юнатов, 1950; Грубов, 1955). В Западной Сибири встречаются главным образом гибридные формы этой яблони и притом только в искусственных насаждениях.

В 1953—1957 гг. на Алтайской плодово-ягодной опытной станции под руководством проф. М. А. Лисавенко проводилось изучение различных форм сибирской яблони с целью установления перспективности их использования в качестве подвоев. Объектом изучения служили 40—60-летние насаждения садовой сибирской яблони, состоявшие свыше чем из 500 деревьев. Лучшие формы этой яблони отбирались и испытывались в питомнике. Дикая сибирская яблоня обследовалась как в насаждениях станции, где она была собрана из различных мест Восточной Сибири, так и в пределах ее естественного ареала (Амурская область, Хабаровский и Приморский края).

Деревья садовой сибирской яблони в 50—60-летнем возрасте не имеют признаков старения. Все они обладают зимостойкими надземными частями и корнями. По силе роста наблюдается большое разнообразие. Преобладают деревья высотой до 6—8 м, и лишь отдельные экземпляры достигают 9—11 м. Наряду с этим имеются низкорослые формы до 4 м высоты. Дикая сибирская яблоня более слаборослая (до 4 м), часто имеет вид куста и гораздо реже форму дерева высотою до 8 м.

Диаметр кроны деревьев садовой формы колеблется от 5 до 6—8 м. Форма кроны садовой яблони бывает раскидистая, пониклая, пирамидальная, шарообразная, а у дикой сибирской яблони — метлообразная или пирамидальная.

Деревья садовой яблони чаще всего встречаются с одним стволом, реже попадаются многоствольные. Кора на старых деревьях шероховатая, серая, на молодых сучьях — красноватого цвета, иногда с темным оттенком. Однолетние побеги у садовых форм более толстые, а у диких они прутьевидные и тонкие. Листья у садовой яблони крупных размеров, длиною до 9—14 см и шириною до 5—6 см. Форма листьев разнообразная, но преобладают удлиненно-эллиптические с тупым концом. Края листа городчатые, гофрированные или прямые. Реже встречаются листья почти круглой формы. У дикой сибирской яблони листья удлиненно вытянутые, узкие, с острым, постепенно суживающимся концом.

Почки у садовой яблони крупные и толстые, а у дикой они мельче, удлиненные, прижатые к побегу; они легко пробуждаются, давая побеги. Кроме того, почки на однолетнем приросте дикой яблони образуют кольчатку с одним или двумя побегами замещения длиною до 4—10 см, тогда как у садовых сибирок, как правило, только верхние почки образуют длинные побеги замещения.

Почки дикой яблони обладают большой скороспелостью. Так, у ее однолетних сеянцев до 45% почек дают преждевременные (летние) побеги, в то время как у садовых форм лишь 15—25% почек образуют такие побеги. Это можно наблюдать также и на трехлетних сеянцах (см. таблицу).

По прохождению фенофаз дикие и садовые формы сибирской яблони почти не различаются. Но цветение отдельных садовых форм начинается раньше и при меньшем развитии листьев, чем у дикой яблони. Такое же явление наблюдается и в отношении сроков роста побегов, созревания плодов и листопада.

В культурных насаждениях преобладают деревья с шаровидной формой плодов, реже встречаются репчатые, цилиндрические, обратногрушевидные. У дикой яблони они шаровидные и окрашены в желтый и красный цвета. Окраска плодов садовых форм яблони чаще всего бывает красная и реже желтая, светло-красная, зеленая. Консистенция мякоти плодов садовой яблони рыхлая или плотная, мучнистая. У дикой сибирской яблони не отмечено деревьев, имеющих мучнистую мякоть. Плоды этой яблони размягчаются лишь после заморозков, у садовых же форм можно наблюдать размягчение мякоти и в начале августа, когда заморозков еще не бывает. Вкус плодов садовой и дикой яблонь до полного созревания неприятный, горько-вяжущий. После полного

Состояние почек на трехлетних сеянцах сибирской яблони

Характеристика почек на ветках различного возраста	Почки дикой яблони из Забайкалья		Почки садовой яблони	
	абсолютное количество	%	абсолютное количество	%
Всего было почек на двухлетних ветках	43.5	100	33.5	100
В том числе:				
почек, давших прирост больше 5 см	15.2	34.9	18.4	54.9
почек, давших короткий прирост	24.2	55.6	8.8	26.2
непробудившихся почек	4.1	9.5	6.3	18.9
Всего почек на однолетней ветке побега	308.7	100	286.7	100
В том числе пробудившихся почек в год образования	95.2	30.8	40.2	14.0

созревания у большинства деревьев садовой сибирской яблони они становятся пригодными к употреблению в свежем виде. Но у некоторых деревьев плоды остаются горькими и после созревания, особенно у форм с мучнистыми плодами.

В насаждениях садовой яблони на Алтайской станции преобладают деревья с весом плодов больше 1 г и реже менее 0.5 г. У дикой яблони вес плодов не превышает 0.2—0.6 г.

Садовая яблоня приносит исключительно высокий урожай (как по весу, так и особенно по количеству плодов). Многие деревья дают по 100—168 кг плодов при среднем весе их 2—2.5 г. С деревьев дикой яблони в том же возрасте (50—60 лет) можно получить лишь 15—30 кг плодов, и их сбор к тому же представляет значительные трудности.

Приводим данные по урожайности плодов садовой сибирской яблони с участка в 0.3 га, где растет 70 деревьев 45—60-летнего возраста.

Годы учета	Собрано плодов (в кг)
1953 г.	2268
1954 г.	4651
1956 г.	2776
1957 г.	4609

Садовая сибирская яблоня, особенно ее отборные экземпляры (особые формы), дает меньший выход семян из плодов (2—3.6% от веса плода), чем дикая (5—7%). Семена садовых форм крупнее, чем у диких. Абсолютный вес 1000 шт. у первых достигает 5—9 г, тогда как у последних 4—4.5 г. Семена садовых форм имеют более продолжительный период покоя и более низкую энергию прорастания, чем семена дикой яблони (см. рисунок). Так, если для стратификации семян диких форм требуется 15—20 дней, то для семян садовых 25—35 дней.

Садовая сибирская яблоня в насаждениях Алтайской плодово-ягодной опытной станции обладает большим разнообразием форм, которые отличаются от диких форм по важнейшим хозяйственным и биологическим признакам. Это и определяет их различное хозяйственное использование.

Садовая сибирская яблоня явилась основой создания зимостойкого сортимента. Дикая сибирская яблоня при скрещивании дает потомство, в большинстве случаев имеющее мелкие плоды.

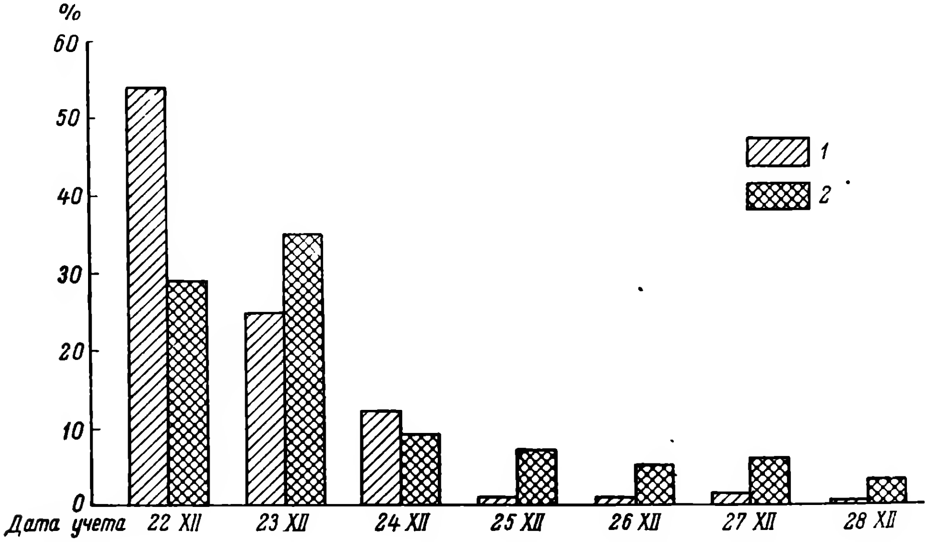
Сибирская яблоня и особенно ее садовые формы — наиболее ценный подвой в северном садоводстве. Дикие формы сибирской яблони при посеве дают более слаборослые сеянцы, чем ее садовые формы.

Сеянцы дикой сибирской яблони забайкальского происхождения (с островов в низовьях р. Селенги) развивают значительно больше обрастающих корней, чем сеянцы ее садовых форм.

У дикой яблони преобладают сеянцы с мочковатыми корнями, а у садовых форм — с разветвленно-стержневыми.

Необходимо различать дикий вид сибирской яблони — *Malus pallasiana* Juz. и его гибридные формы — *Malus baccata* Borkh., называемые ранетками, райками, а самые мелкоплодные формы — просто «сибирками».

На Алтайской плодово-ягодной опытной станции сибирская яблоня представлена большим разнообразием форм, которые по ряду биологических и морфологических признаков (урожайность, энергия роста, величина плодов и характер их мякоти, выход семян, их абсолютный вес, продолжительность периода стратификации семян, форма листьев, легкость пробуждения и скороспелость почек, характер корневой системы сеянцев) отличаются от дикой сибирской яблони.



Энергия прорастания семян сибирской яблони (*Malus pallasiana* Juz.). (Опыт 1954 г.).

1 — дикая яблоня; 2 — садовая яблоня; *по оси ординат* — процент проросших семян.

Литература

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики.— Дягилев В. Ф. (1936). Ареал сибирской ягодной яблони (*M. baccata* Borkh.). Природа, 12. — Жаворонков П. А. (1938). Сибирская яблоня и селекция зимостойких сортов. — Жуковский П. М. (1950). Культурные растения и их сородичи. — Жучков Н. Г. (1954). Частное плодоводство. — Комаров В. Л. (1947—1950). Избранные сочинения. — Крылов П. Н. (1927—1939). Флора Западной Сибири. — Лисавенко М. А. (1954). Сибирская яблоня. БСЭ, *25*. — Скибинская А. М. (1951). Филогенетический метод анализа сортов. Автореф. диссерт. на соиск. учен. степ канд. с.-х. наук. Ленингр. с.-х инст. — Тарасенко Г. Г. (1941). Яблони. — Тищенков И. А. (1956). Леса Монгольской Народной Республики. Лесн. хоз., 5. — Шитт П. Г. и З. А. Метлицкий. (1940). Плодоводство.— Юзепчук С. В. (1939). Яблоня. Флора СССР, *IX*. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики.

Алтайская плодово-ягодная
опытная станция,
Барнаул.

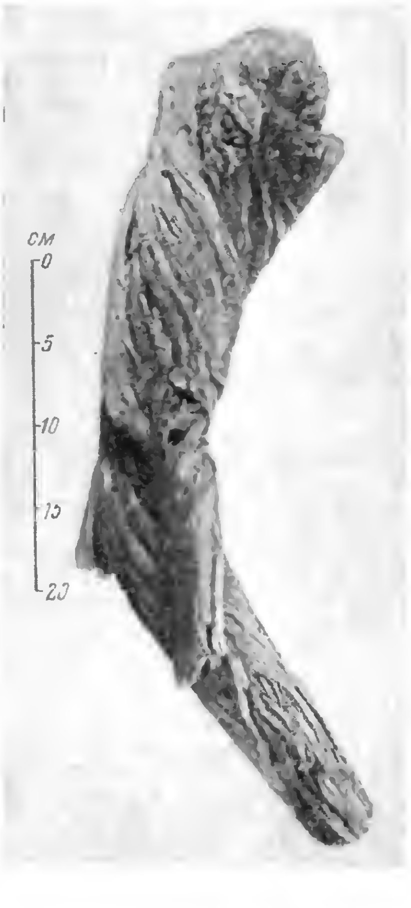
(Получено 28 IV 1958).

П. Д. Соколов

К ИЗУЧЕНИЮ ТАННИДОНОСНЫХ СВОЙСТВ *POLYGONUM DIVARICATUM* L.

С 1 рисунком

На основании решений партии и правительства в настоящее время проводятся большие работы по освоению территории Сибири и Дальнего Востока. Наряду с развитием ряда отраслей народного хозяйства предусмотрен большой рост кожевенной промышленности, являющейся основным потребителем дубильных веществ растительного происхождения. Это вызывает необходимость в изыскании и всестороннем исследовании новых таннидоносных растений, которые могут служить сырьем для дубильно-экстрактовой промышленности вновь осваиваемых районов.



Корень *Polygonum divaricatum* L. (Фот. Е. В. Синельникова).

В последние годы большое внимание уделяется изучению таннидоносных свойств горца забайкальского (*Polygonum divaricatum* L.), произрастающего в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Это крупное многолетнее травянистое растение, надземные части которого достигают в высоту 130—140 см. Корни (см. рисунок) уходят в почву на глубину до 1—2 м.

На Совещании по растительным ресурсам СССР (1954 г.) и на Совещании по введению в культуру новых полезных растений (1956 г.), проведенных в Ленинграде Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, горцу забайкальскому было уделено много внимания (Егоров и др., 1956). Его таннидоносные свойства изучались в культуре. Работами В. М. Кузнецова (1951, 1952) показана рентабельность культуры этого растения в условиях лесной и лесостепной зон. Аналогичные выводы вытекают и из докладов Ф. С. Первухина, сделанных на упомянутых совещаниях. Это дало возможность Совещанию по введению в культуру новых полезных растений (1956 г.) включить горец в список растений, подлежащих полупроизводственным испытаниям (Новые полезные растения, 1956).

Данных по содержанию таннидов у горца забайкальского в естественных условиях произрастания нам найти не удалось. На наличие больших зарослей его в Читинской области и необходимость использования для дубления указывает Л. П. Сергиевская (1955), а Б. П. Колесников (1956) приводит горец забайкальский в списке растений, подлежащих первоочередному исследованию как дубители.

Горец произрастает по степным склонам гор и их шлейфам. Он часто встречается как сорняк на полях и залежах, нередко образуя на последних сплошные заросли.

В 1955 г. нами были проведены некоторые наблюдения над горцем в Иволгинском районе Бурятской АССР и собран ряд образцов. Результаты анализов образцов на содержание дубильных веществ в надземных и подземных частях растения даны в приводимой нами таблице.[1] Как показывают эти данные, содержание таннидов в надземных частях ничтожно, а в корнях оно колеблется от 4.26 до 10.99% на абсолютно сухой вес. Большое различие в содержании дубильных веществ в разных корнях может быть объяснено как индивидуальными колебаниями в количестве таннидов, так и разновозрастностью собранного материала. В условиях культуры содержание таннидов в корнях возрастает в течение 4 лет и достигает 20%. На 10—12-м году жизни растения количество дубильных веществ в корнях уменьшается до 7—8% (Кузнецов, 1952). Несомненно, что аналогичная картина наблюдается и в естественных условиях. Корни горца забайкальского склонны к партикуляции, что обеспечивает вегетативное размножение растения, при этом в корнях отмирает часть тканей. Содержание таннидов в отмерших частях гораздо ниже, чем в живых (см. таблицу). В крупных корнях мертвые ткани занимают такой же объем, как и живые, поэтому их таннидоносность резко снижается. В условиях Иволгинского района полноценными можно считать корни весом в 200—300 г (при условии, что корень выкапывается до глубины 50 см). У более крупных корней уже наблюдается отмирание тканей. Из 55 выкопанных корней 8 имели вес 150—300 г каждый, 16 имели вес 301—500 г, 18—501—1000 г и 13 свыше 1001 г. Общий вес свежевыкопанных корней был равен 49 450 г, из них на долю 8 полноценных приходилось лишь 1900 г. Таким образом, бо́льшая часть корней уже переросла, и лучший срок для эксплуатации был пропущен. К этому можно добавить, что дикие растения произрастают на плотных каменистых почвах, где копка корней сопряжена с большими трудностями. Все сказанное выше практически исключает возможность проведения заготовок корней горца забайкальского в условиях его естественного произрастания. Поэтому необходимо шире развернуть работы по введению его в культуру. Создание промышленных плантаций позволит предельно механизировать все трудоемкие работы и поставлять дубильноэкстрактовой промышленности доброкачественное сырье.

---

[1] Анализы проведены Е. А. Соколовой в Химической лаборатории Отдела растительных ресурсов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Содержание таннидов у горца забайкальского

№ образца	Исследованные части	Дата сбора	Фаза развития	Результаты анализов		
				по желатиновому методу (танниды в %)	по ВЕМ[1]	
					танниды (в %)	доброкачественность (в %)
1	Надземные части	29 VII	Цветение	1.11	—	—
2	Корни	29 VII	»	6.8	7.69	39.55
3	Надземные части	29 VII	»	Нет	—	—
4	Корни	29 VII	»	4.34	—	—
5	»	29 VII	»	10.99	12.83	47.76
6	»	31 VII	»	5.57	—	—
7	»	31 VII	»	4.99	—	—
8	»	18 VIII	Начало плодоношения	4.26	—	—
9	Старые отмершие части корня . .	18 VIII	То же	1.92	—	—

Помимо корня, могут найти применение и надземные части. По данным В. М. Кузнецова (1952), стебли и листья в силосованном виде являются хорошим кормом для скота, а семена поедаются домашней птицей. С 1 га плантации можно получить до 20 ц семян и до 50 т надземной массы.

Литература

Егоров Б. А., Ф. С. Первухин и П. Д. Соколов. (1956). Проблема исследования таннидоносных растений. Бот. журн., 9. — Колесников Б. П. (1956). Дубильные растения юга Дальнего Востока. Тр. Дальневост. ФАН СССР, сер. бот., *III* (*V*). — Кузнецов В. М. (1951). Биоморфология корня горца забайкальского (*Polygonum divaricatum* L.) и методика его изучения. Тр. Главн. бот. сада, *II*. — Кузнецов В. М. (1952). Культура горца забайкальского. Бюлл. Главн. бот. сада, *14*. — Новые полезные растения. (1956). Рекомендации Всесоюзного совещ. по введению новых полезных растений в культуру. БИН АН СССР.— Сергиевская Л. П. (1955). Кормовые растения степей и лугов Читинской области.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 XI 1956).

---

[1] ВЕМ — всесоюзный единый метод исследования в кожевенном производстве (анализ дубильных материалов и экстрактов и контроль экстрактового производства, 1939).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Т. М. Бушуева

БИОХИМИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ МИТОХОНДРИЙ

Последние десятилетия в цитофизиологии и биохимии ознаменовались значительными успехами в изучении биохимической активности отдельных клеточных структур.

Биохимическая активность ядер, митохондрий и других компонентов клеток исследуется в основном двумя методами — цитохимическими тестами, позволяющими установить наличие ферментативной активности без выделения клеточных компонентов, и методом изолирования отдельных клеточных структур посредством фракционированного центрифугирования.

За 24 года, прошедшие со времени первого применения метода фракционированного центрифугирования (Bensley a. Hoerr, 1934) накопилось большое количество работ по биохимической активности ядер (см. обзоры: Платова, 1949; Современные проблемы цитологии, 1955; Даунс, 1957) и митохондрий (см. обзоры: Шапот, 1949; Хесин, 1951; Хогебум и Шнейдер, 1957; Sanders, 1957), выделенных из животных тканей. В растительных организмах этим методом интенсивно изучается биохимическая активность хлоропластов и их составных частей (Сисакян, 1951, 1956 и др.). Менее изучены биохимические свойства растительных ядер (Сисакян, Васильева, Спиридонова, 1957).

До 1950 г. изучение митохондрий растений проводилось только цитологическими методами. В последние годы начаты обширные исследования ферментативной активности митохондрий и микросом растений, изолированных методом фракционированного центрифугирования. Уже в 1955 г. появилась прекрасная сводка по митохондриям растений Хекетта (Hackett, 1955a). В ней так же как и в обзоре Сандерса «Митохондрии и другие цитоплазмические включения» (Sanders, 1957), сведены работы, появившиеся в печати к 1955 г.

Между тем, в последние 3 года появилось значительное число работ по растительным митохондриям, в связи с чем возникла необходимость обобщить накопленный за это время материал. В настоящем обзоре в основном разобраны новые исследования, хотя в ряде случаев делаются ссылки на работы, появившиеся в печати ранее 1955 г. и обобщенные в сводке Хекетта.

1. Морфологическая и химическая характеристика митохондрий и микросом

Митохондрии или хондриосомы представляют собой микроскопические частицы в протоплазме, различной формы — от нитевидных до почти шарообразных, обычно от 0.5 до 1 микрона в диаметре и от 2 до 5 микронов в длину. Митохондрии по весу составляют 15—25% всей массы плазмы. Характерной для них является окрашивание янусом зеленым Б. Механизм окрашивания митохондрий этой краской изучен в работах Куперштейна, Лазарова и Паттерсона (Cooperstein, Lazarow a. Patterson, 1953; Cooperstein a. Lazarow, 1953; Lazarow a. Cooperstein, 1953).

Электронномикроскопические наблюдения митохондрий показывают, что они обладают внутренней структурой (Buchholz, 1947). В клетке они распределяются неравномерно: некоторые авторы наблюдали их преобладание вблизи ядра. На свету замечено движение митохондрий к хлоропластам, а в темноте — к клеточным стенкам; по-видимому, они располагаются в тех частях клетки, где парциальное давление кислорода оказывается более высоким. В распределении митохондрий в клетке, очевидно, большую роль играет протоплазматический ток (Buvat, 1953), хотя они обладают, по наблюдениям Сорокиной (Sorokin, 1955, 1956), а также Ритчи и Хазелтина (Ritchie a. Hazeltine, 1953), собственным червеобразным движением.

Цитологические наблюдения над митохондриями, а также данные по их происхождению подробно изложены в сводках Ньюкомера (Newcomer, 1940, 1951).

Митохондрии содержат большое количество белков (30—40% на сухой вес) и липоидов (25—38%) (Stafford, 1951). Из липоидов в состав митохондрий в основном входят фосфолипиды. В митохондриях содержится от 1 до 6% рибонуклеиновой кислоты.

Микросомы — субмикроскопические плазменные частицы, не превышающие 20—40 миллимикронов. Янус зеленый их не окрашивает. По последним данным Цо, Боннера и Винограда (Ts'o, Bonner a. Vinograd, 1956, 1957), микросомы содержат до 55% белка, 4% фосфолипидов и очень богаты рибонуклеиновой кислотой (до 35% на сухой вес, что составляет 65% всей рибонуклеиновой кислоты клетки). Размеры этих частиц, поддержание их в состоянии столь малых отдельностей зависят от наличия в среде ионов магния (Ts'o, Bonner a. Vinograd, 1957).

2. Методы изучения функций отдельных клеточных структур

В настоящее время имеются три основных метода исследования биохимической активности клеточных структур. Наиболее совершенным является биохимическое изучение компонентов отдельной клетки посредством методов количественного ультрамикроанализа. Однако эти методы еще недостаточно разработаны и могут быть применены только для исследования гигантских клеток. Цитохимические тесты позволяют наблюдать распределение в клетке веществ и ферментов, участвующих в их превращениях, но эти методы не дают возможности проводить количественное определение активности тех или иных процессов, протекающих в отдельных частях клетки. Кроме того, картина, наблюдаемая при цитохимических пробах, не всегда отражает действительность благодаря избирательной адсорбции ряда индикаторов отдельными клеточными структурами.

Методом фракционированного центрифугирования выделяют из растительной ткани значительные количества клеточных компонентов и определяют биохимическую активность отдельных изолированных клеточных структур. Для выделения растительных митохондрий этот метод был использован впервые Дю Бай, Вудсом и Лэки (Du Buy, Woods a. Lackey, 1950).

Метод фракционированного центрифугирования заключается в том, что гомогенизированный материал подвергается последовательному центрифугированию сначала при небольшом числе оборотов, когда оседают большие и тяжелые частицы; затем надосадочная жидкость подвергается ряду центрифугирований при все возрастающем числе оборотов, что позволяет выделить мелкие частицы.

Условия центрифугирования выражаются произведением *cg*.[1]

При *cg*, равном 500 *g*, осаждаются клеточные ядра и неразрушенные клетки, а также обрывки клеточных стенок. Время центрифугирования обычно составляет 5—15 мин. Митохондрии осаждаются из надосадочной жидкости при 3000—20 000 *g*, причем при более низком числе оборотов центрифугирование должно продолжаться свыше 1 часа, а при высоких скоростях митохондрии осаждаются в течение 10—15 мин. Для осаждения митохондрий пользуются скоростными центрифугами, дающими большие центробежные силы (Пикклс, 1956). При 40 000 *g* и более осаждаются субмикроскопические частицы. Одна из схем разделения фракций из клеток приведена в табл. 1.

Для получения наиболее однородных клеточных частиц пользуются ресуспендированием осадков и повторным центрифугированием их при том же числе оборотов.

При изолировании частиц из зеленых листьев, после отделения клеточных ядер применяют центрифугирование при 1200 *g* в течение 15 мин., что достаточно для осаждения целых хлоропластов (Smillie, 1956а, 1956б), но при этом фрагменты последних попадают во фракцию митохондрий.

Для хорошего разделения отдельных клеточных компонентов чрезвычайно важным является правильная гомогенизация материала: чем меньше нарушена при растирании структура ядер, хлоропластов и митохондрий, тем слабее загрязнение одной фракции другими. Гомогенаты из растительных тканей чаще всего получают, растирая их в охлажденной ступке с кварцевым песком.

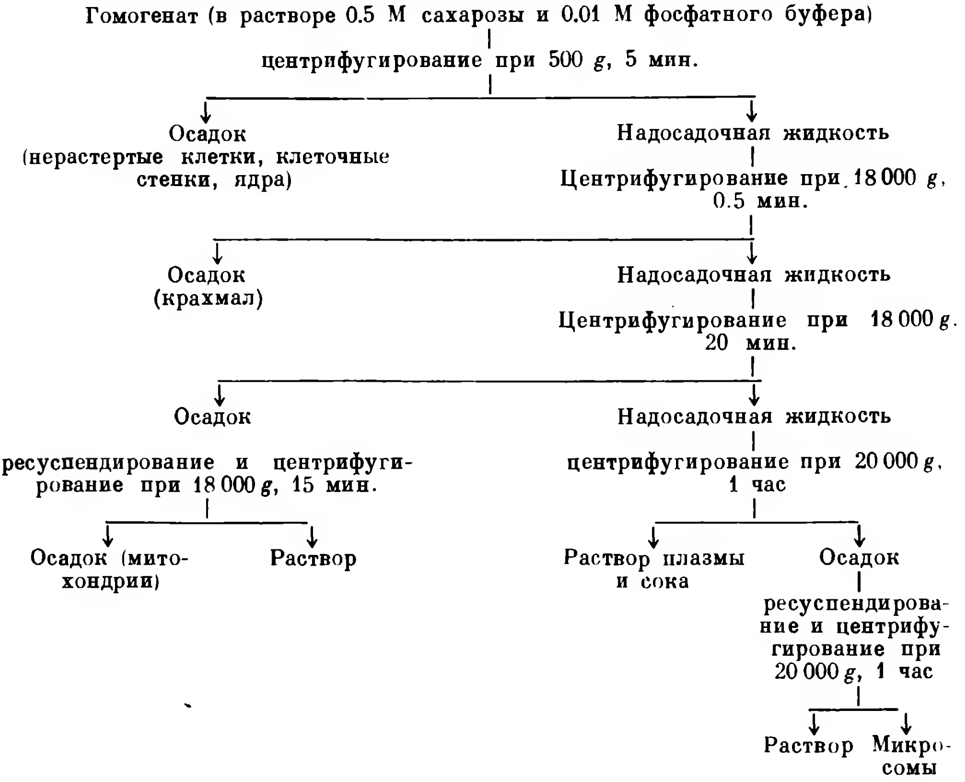
Некоторые авторы успешно применяли жидкостные гомогенизаторы Уоринга с ножами (Freebairn a. Remmert, 1956, 1957 а, б и др.), хотя Хекетт считает, что они повреждают клеточные структуры, а кроме того, во время такой гомогенизации материал нагревается. Ряд систем гомогенизаторов для животных тканей описан у Даунса (1957); новые системы их описаны также у Эмануила и Чайкова (Emanuel a. Chaikoff, 1957) и Вента (Went, 1958). Гомогенизация производится обычно в 0.25—0.5 М растворе сахарозы с фосфатным буфером; митохондрии в воде набухают и у них происходит инактивация ряда ферментов (Laties, 1954; Price a. Thimann, 1954а).

---

[1] $cg = 4\pi^2 n^2 r$, где *c* — центробежное ускорение, выраженное в единицах *g*, *g* — ускорение силы тяжести, *n* — число оборотов в секунду, *r* — расстояние от центрифугируемого материала (от внутреннего дна центрифужного стакана) до центра вращения в см.

ТАБЛИЦА 1

Схема разделения клеточных структур из тканей семядолей арахиса, по Кметеку и Ньюкомбу (Kmetec a. Newcomb, 1956)


Гомогенат (в растворе 0.5 М сахарозы и 0.01 М фосфатного буфера)
центрифугирование при 500 *g*, 5 мин.
Осадок (нерастертые клетки, клеточные стенки, ядра)
Надосадочная жидкость
Центрифугирование при 18 000 *g*, 0.5 мин.
Осадок (крахмал)
Надосадочная жидкость
Центрифугирование при 18 000 *g*, 20 мин.
Осадок
ресуспендирование и центрифугирование при 18 000 *g*, 15 мин.
Осадок (митохондрии)
Раствор
Надосадочная жидкость
центрифугирование при 20 000 *g*, 1 час
Раствор плазмы и сока
Осадок
ресуспендирование и центрифугирование при 20 000 *g*, 1 час
Раствор
Микросомы

Часто при гомогенизации в среду добавляется этилендиаминотетрауксусная кислота (Tager, 1954; Lieberman a. Biale, 1955а, 1955б; Bonner, 1955б; Smillie, 1955б), которая стабилизирует митохондрии благодаря образованию комплексов с металлами, освобождающимися при растирании ткани из клеточного сока и инактивирующими митохондрии.

Все операции при выделении митохондрий проводят при температуре 0—2°. Это способствует сохранению их биохимической активности и препятствует быстрому росту микроорганизмов. Тем не менее, после выделения и переноса их в опытные условия, исследования проводят в течение 1—2 часов, так как при более продолжительных экспозициях при высоких температурах митохондрии инактивируются, а размножившееся микробное население сильно искажает результаты опыта. Некоторые авторы для подавления деятельности микроорганизмов применяют террамицин, который, как показали Бодро и Реммерт (Beaudreau a. Remmert, 1955), подавляет развитие микроорганизмов, не влияя на ферментативную активность митохондрий. В работе Стефенсона, Тиманна и Замечника (Stephenson, Thimann a. Zamećnik, 1956) применялся бактерицидный агент зефиран.

При изоляции митохондрий особое внимание обращают на контроль чистоты препаратов. Большинство авторов работает не с чистыми препаратами митохондрий, а лишь с фракциями, обогащенными митохондриями. Для характеристики чистоты препаратов рядом авторов производится микроскопирование, однако в большинстве случаев этого не делают. Препарат чистых митохондрий представляет собой массу желтоватого цвета, в которой не наблюдается явлений агглютинации.

Некоторые исследователи проводят химический контроль состава различных фракций. Определяя содержание дезоксирибонуклеиновой кислоты, можно установить, насколько митохондрии загрязнены ядерным материалом (Smillie, 1956а, 1956б). Обогащение фракции митохондрий рибонуклеиновой кислотой говорит о их загрязнении фракцией микросом. Для хлорофиллоносных тканей контролем относительной чистоты митохондрий является анализ содержания хлорофилла в различных фракциях (Smillie, 1956б). Чистых препаратов митохондрий из хлорофиллоносной ткани получить не удается.

Многие авторы, работая с фракцией, осаждающейся при 3000—20 000 *g* и обогащенной митохондриями; лишь условно называют ее митохондриями ввиду наличия большого количества примесей.

Таким образом, основной недостаток метода изолирования клеточных структур, и в частности митохондрий, посредством фракционированного центрифугирования — трудность получения чистых фракций. Этот недостаток усугубляется тем, что при изолировании митохондрий берется значительное количество ткани не всегда однородной; поэтому выделенные митохондрии оказываются неоднородными как в морфологическом, так и в биохимическом отношении.

Второй крупный недостаток метода заключается в том, что определение ферментативной активности клеточных структур производится вне клеток. Поэтому затруднительно переносить закономерности, полученные этим методом, на неповрежденную клетку.

В тех случаях, когда определяется биохимическая активность всех клеточных фракций по сравнению с активностью гомогената, можно сделать вывод лишь об относительном распределении изучаемых ферментов и субстратов в отдельных клеточных фракциях. Но при этом надо принимать во внимание, что возможны адсорбция ферментов и кофакторов на некоторых структурах и, наоборот, вымывание части ферментов из этих структур. Все это заставляет принимать данные, полученные на изолированных митохондриях, с большой осторожностью. Очень важна проверка их достоверности другими методами, например цитохимическими. Указанные выше недостатки метода некоторые цитофизиологи (Даниэлли, Чемберс — цит. по Хогебуму и Шнейдеру, 1957) считают настолько крупными, что отрицают правомерность переноса закономерностей, полученных при работе с изолированными клеточными структурами, на неповрежденные клетки и ткани. Однако такой крайний взгляд является неверным. Несомненно, что к методу фракционированного центрифугирования надо подходить критически, учитывать его недостатки и не переоценивать его значения. Тем не менее, этот метод позволил выявить ряд закономерностей, познание которых явилось важным вкладом в биохимию животных и растений.

3. Функции митохондрий в растительной клетке

а) Участие митохондрий в процессе дыхания. Как показали цитологические наблюдения над митохондриями, эти частицы способны окислять многие вещества, в частности красители. Поэтому уже давно предполагалось, что они играют какую-то роль в процессах биологического окисления. Однако прямые доказательства участия митохондрий растений в дыхании были получены только при изолировании их методом фракционированного центрифугирования.

Дыхание — сложный многофазный процесс, поэтому в первых же работах был поставлен вопрос, какая фаза дыхания осуществляется в митохондриях, какие из ферментов дыхания в них сосредоточены. Исследования растительных митохондрий подтвердили данные, полученные на митохондриях животных, о том, что гликолитический процесс, вплоть до образования пировиноградной кислоты, в основном осуществляется в «растворимой» плазме (Stafford, 1951; James, 1957).

Часть ферментов гликолитического распада сахаров обнаружена в ядре. Однако в щитке прорастающих семян кукурузы значительная доля активности ферментов, гидролизующих мальтозу и растворимый крахмал, сосредоточена в митохондриях. В митохондриях из проростков кукурузы активности этих ферментов не обнаружено (Hageman a. Hanson, 1955).

В опытах с митохондриями животных уже довольно давно было показано (сводка Green, 1954, и др.), что они являются местом расположения комплекса ферментов, осуществляющих аэробную фазу дыхания — окисление пировиноградной кислоты кислородом воздуха. Этот комплекс ферментов назван циклофоразной системой, так как его основная функция — осуществление реакций цикла лимонной кислоты (цикла Кребса), а также транспорт электронов от субстрата к кислороду.

Многие исследования с неповрежденными растительными тканями говорили за наличие в растениях цикла лимонной кислоты, хотя в одной и той же растительной ткани не удалось выявить комплекса энзимов и присутствия всех кислот цикла (Burris, 1953). Прямые доказательства существования цикла лимонной кислоты в растениях были получены лишь в опытах с изолированными митохондриями.

В 1951 г. Миллерд с сотрудниками (Millerd, Bonner, Axelrod a. Bandurski, 1951) изолировали из проростков маша частицы, способные окислять пировиноградную кислоту до углекислоты и воды при участии кислорода. Процесс окисления пировиноградной кислоты происходит медленно, но значительно усиливается при добавлении в среду щавелевоуксусной или яблочной кислот. Этот факт является веским доказательством окисления пировиноградной кислоты в ходе реакций цикла лимонной кислоты (Akazawa a. Uritani, 1954; Walker a. Beevers, 1956; Avron a. Biale, 1957б, и мн. др).

Дэвис (Davies, 1953), работая с митохондриями из проростков гороха, и позднее Эврон и Байл (Avron a. Biale, 1957а) в опытах с частицами из плодов авокадо (*Persea gratissima*) показали, что при добавлении в среду одной из кислот цикла Кребса хроматографией на бумаге можно обнаружить последующие кислоты цикла. Малонат тормозил превращение сукцината в фумарат, а арсенит угнетал окисление α-кетоглютаровой кислоты (Laties, 1953в, и мн. др.), что еще раз подтверждает наличие цикла лимонной кислоты. Однако митохондрии, выделенные из проростков арахиса, способны окислять введенный извне малонат, меченый C^{14}. По-видимому, не всегда малонат инертен в биохимическом отношении (Giovanelly a. Stumpf, 1957).

Митохондрии из семядоль проростков белого люпина окисляли пируват, меченый C^{14}, до CO_2 или промежуточных продуктов цикла Кребса (Brummond a. Burris, 1953).

За последние годы накопилось большое количество данных, показывающих, что митохондрии, выделенные из значительного числа растений, относящихся как к покрытосеменным и голосеменным, так и к некоторым папоротникам, окисляют пировиноградную кислоту и ряд кислот цикла Кребса (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Список растений, митохондрии которых окисляют пируват и кислоты цикла Кребса

Растение	Часть растения, из которой выделялись митохондрии	Авторы
Папоротник (*Pteris tremula*)	Молодые листья.	Freebairn a. Remmert (1956).
Сосна (*Pinus lambertiana*	Эндосперм.	Stanley (1957), Stanley, a. Conn (1957).
Горох	Проростки.	Davies (1953).
Горох	Листья зеленые и этиолированные, корни, стебли (проростки).	Smillie (1955а, 1955б).
Белый люпин	Проростки.	Brummond a. Burris (1953).
Арахис	Семядоли.	Kmetec a. Newcomb (1956).
Соя	Гипокотили этиолированных сеянцев.	Switzer, Smith a. Loomis (1955).
Фасоль	Гипокотили.	Beaudreau a. Remmert (1955).
Бобы	Проростки.	Withrow a. Wolff (1956).
Маш	Проростки.	Millerd a. oth. (1951), Fritz a. Naylor (1955, 1956).
Клещевина	Эндосперм из проростков.	Beevers a. Walker (1956), Walker a. Beevers (1956).
Салат	Проростки.	Freebairn a. Remmert (1956), Mayer a. oth. (1957).
Капуста	Листья.	Freebairn a. Remmert (1957а, b).
Свекла	Проростки.	Martin a. Morton (1956 б).
Пшеница	Проростки, корни.	Martin a. Morton (1956а).
Пшеница	Семена, зародыши.	Johnston a. Nazatir (1957).
Картофель	Клубни.	Millerd (1951), Hackett (1955а, б, 1956).
Батат	Клубни.	Akazawa a. Uritani (1954), Lieberman a. Biale (1956б).
Цветная капуста	Почки.	Crane (1957), Fritz a. Naylor (1955, 1956).
Капуста спаржевая	Почка.	Lieberman a. Biale (1955б).
Лук	Луковица.	Freebairn a. Remmert (1956).
Авокадо	Плоды.	Abramski a. Biale (1955), Biale (1954), Avron a. Biale (1957а, 1957б).
Яблоня	Плоды.	Pearson a. Robertson (1954).
Арум	Початок.	Hackett a. Simon (1954), James a. Elliot (1955), Simon (1957).
Перец	Почти зрелые плоды.	Howard a. Yamaguchi (1957а, б).

По данным Фриберна и Реммерта (Freebairn a. Remmert, 1956), высокая окислительная способность наблюдалась у частиц, выделенных из папоротника (*Pteris tremula*), капусты, шпината, салата и маша. Менее отчетливые данные получены по окислительной способности митохондрий у лука, мака, ипомеи, мяты и папоротника (*Azolla filiculoides*). У митохондрий капусты поглощение кислорода (при расчете на 1 мг азота) в процессе окисления кислот цикла Кребса было столь же интенсивным, как и у митохондрий, выделенных из животных тканей.

Митохондрии, способные окислять сукцинат, были выделены из тканей яблок (Pearson a. Robertson, 1954); подобные же частицы были извлечены из плодов авокадо, а также из початков арума (Hackett a. Simon, 1954) и *Symplocarpus foetidus* (Hackett a. Haas, 1958). К окислению кислот цикла Кребса способны также частицы из эндосперма сосны (Stanley, 1957; Stanley a. Conn, 1957).

Таким образом, митохондрии, выделенные из тканей различных растений, могут окислять кислоты цикла Кребса, поглощая кислород. Но насколько велика роль митохондрий в общем балансе дыхания растительных тканей? На всем ли протяжении жизненного цикла растений они осуществляют аэробную фазу дыхания? И, наконец, является ли окисление органических кислот по циклу Кребса основным путем дыхания растений, как это, очевидно, присуще животным организмам? Несмотря на большое количество исследований, появившихся по растительным митохондриям, пока нет возможности ответить окончательно ни на один из этих вопросов.

Большинство работ по изучению дыхательной активности митохондрий проводилось с проростками, клубнями и плодами. Нет работ, в которых исследование окислительной активности митохондрий осуществлялось бы в течение всей жизни растения. Существуют указания, что эта активность меняется с возрастом. Так, у люпина наибольшая окислительная активность наблюдалась в частицах, выделенных из 5-дневных проростков (Conn a. Young, 1957). У проростков бобов наиболее активно окисляли сукцинат частицы, извлеченные на 3-й день после замачивания семян, а затем способность к окислению быстро падала (Withrow a. Wolff, 1956).

Хауорд и Ямагуши (Howard a. Yamagushi, 1957a, 1957б), обнаружили, что зеленые плоды перца, не достигшие нормальных размеров, содержали митохондрии, не способные окислять органические кислоты цикла Кребса. В плодах же, достигших полной величины, содержались весьма активные митохондрии.

Данные по определению активности митохондрий, выделенных из зеленых листьев, противоречивы. Некоторые авторы (Burris, 1953) нашли, что окисление кислот цикла Кребса в зеленых листьях происходит медленно. Браммонд (Brummond, цит. по Hackett, 1955а) даже предположил, что фотосинтетическая активность тканей угнетает активность митохондрий. Однако ряд других авторов (Smillie, 1956б; Ohmura, 1955; Сисакян, Бекина и Мосолова, 1957; Freebairn a. Remmert, 1957а) обнаружили в фотосинтезирующей ткани частицы, активно поглощающие кислород. По данным Джеймса и Даса (James a. Das, 1957), в палисадной ткани листа конских бобов митохондрий нет. Хлоропласты, выделенные по методу центрифугирования в растворе сахарозы и глицерина двух различных плотностей (по градиенту плотности), не поглощали кислорода и не окисляли кислот цикла Кребса. В губчатой ткани содержатся митохондрии, активно окисляющие кислоты цикла Кребса. Эти очень интересные результаты нуждаются в проверке на других растительных объектах. В настоящее время еще нельзя сделать вывода о том, что в фотосинтетической ткани содержатся малоактивные митохондрии, но не обоснован и противоположный вывод, так как материалы еще недостаточны.

Итак, митохондрии из ряда растительных тканей поглощают кислород и окисляют органические кислоты цикла Кребса. Это означает, что в митохондриях растений содержится комплекс ферментов, отнимающих водород от субстрата и передающих электроны (и протоны) кислороду. Действительно, в растительных митохондриях содержатся прежде всего дегидрогеназы основных кислот цикла — изолимонной, α-кетоглютаровой, янтарной и яблочной. Для работы этих ферментов необходимо наличие три- или дифосфопиридин-нуклеотидов (ТПН или ДПН) — кодегидраз (только сукциндегидраза не нуждается в ТПН или ДПН). При изучении изолированных митохондрий в среду необходимо добавлять ТПН и ДПН, так как в процессе изоляции митохондрий из ряда растений эти кодегидразы переходят в надосадочную жидкость. Многие исследования показали, что для окисления по циклу Кребса необходимо добавление к препарату митохондрий не только субстратов (кислот) и кодегидраз, но и ряда других кофакторов. Так, для максимального поглощения кислорода митохондриями из клещевины (Beevers a. Walker, 1956; Walker a. Beevers, 1956) и окисления кислот цикла Кребса необходимы аденозинтрифосфат (АТФ), ДПН и ТПН, коэнзим А, кокарбоксилаза, а также ионы магния. Для других растений такой полный набор кофакторов не всегда является обязательным, так как они могут содержать достаточные количества некоторых из них в самих исследуемых частицах (Stephenson, Thimann a. Zameĉnik, 1956).

Митохондрии не только окисляют субстрат, отнимая от него водород, но и производят окисление восстановленной формы кодегидразы — ДПН-Н (Humphreys a.

Conn, 1956). Хекетт (Hackett, 1956, 1958) обнаружил, что отнятие водорода от ДПН-Н может происходить и в надосадочной жидкости.

О распределении в клеточных фракциях цитохромредуктазы, передающей электроны цитохромной системе, известно мало; существуют указания (Martin a. Morton, 1956а, 1956б), что активная цитохромредуктаза (не угнетаемая антимицином) находится в микросомах, выделенных из свеклы, и в митохондриях (но этот фермент частично подавляется антимицином А). В опытах Хекетта (Hackett; 1955б, 1956) частицы, выделенные из картофеля, производили отнятие водорода от субстрата и перенос его через систему флавиновых ферментов типа диафораз и через энзиматический фактор, угнетающийся антимицином А.

Растительные митохондрии содержат систему цитохромов и цитохромоксидазу. На наличие цитохромов в митохондриях указывают как спектрофотометрические исследования, так и малое влияние на окисление субстратов цитохромов, введенных извне (Chow a. Biale, 1957; сводка Hartree, 1957; Smillie, 1955б).

Цитологические наблюдения показали, что цитохромоксидаза сосредоточена в основном в митохондриях. Эти данные подтвердились и в опытах с изолированными митохондриями (Du Buy, Woods a. Lackey, 1950; Miller a. Evans, 1956а, 1956б; Smillie, 1956а, 1956б; Weinstein, Robbins a. Wainio, 1954, и др.). Действие цитохромоксидазы обратимо угнеталось угарным газом, а кроме того подавлялось цианидами. Некоторые авторы (Jagendorf a. Wildman, 1954; в особенности James a. Das, 1957) пришли к выводу, что цитохромоксидазная активность присуща только митохондриям. Однако другие исследователи (Сисакян, 1951; Сисакян и Филиппович, 1956) обнаружили активную цитохромоксидазу в хлоропластах и их фрагментах. Для окончательного разрешения этого вопроса нужны дальнейшие исследования.

В опыте с применением ингибиторов — антимицина А и окиси углерода — Хекетт (Hackett, 1956) приходит к выводу, что в митохондриях путь переноса водорода и электронов идет через следующие ступени:

$$\begin{tikzcd}
\text{ДПН-Н} \arrow[r] & \text{флавопротеин} \arrow[r] & \text{фактор, чувствительный к антимицину А} \arrow[r] & \text{цитохром С} \arrow[r] & \text{цитохромы} \arrow[d] \\
 & & \text{сукцинат}^1 \arrow[u] & & \text{цитохром оксидаза} \arrow[d] \\
 & & & & O_2
\end{tikzcd}$$

Хорошо известно, что цитохромоксидаза не во всех растительных тканях и не во все фазы онтогенеза является активной (Сисакян и Филиппович, 1951, 1953), хотя Уебстер (Webster, 1952) и обнаружил ее во многих тканях растений, а Фритц и Биверс (Fritz a. Beevers, 1955) нашли ее у гороха, пшеницы и ячменя в ряде фаз прорастания.

Важно знать распределение других оксидаз, а также роль иных путей окисления в растительных тканях. Даже при активном окислении органических кислот в цикле Кребса, этот путь дыхания, по-видимому, не является единственным (Mayer, Poljakoff-Mayber a. Appleman, 1957).

Аскорбиноксидаза — одна из оксидаз, участвующих в конечных этапах дыхания, в основном находится не в частицах, а в надосадочной жидкости (см. сводку Goddard a. Stafford, 1954; Mapson a. Moustafa, 1956; Hackett, 1958). Некоторые авторы указывают на ее преимущественное нахождение во фракции клеточных стенок (Newcomb, 1951), где она, по-видимому, принимает участие в углеводном обмене.

Полифенолоксидаза найдена в надосадочной жидкости, хотя часть ее общей активности сосредоточена в митохондриях (Stafford, 1951; Akazawa a. Uritani, 1954; Bonner, 1955а). Следовательно, окисление субстратов при участии аскорбиноксидазы и полифенолоксидазы происходит, в основном, во фракции, не содержащей митохондрий.

В ряде растительных тканей, помимо гликолитического пути превращений углеводов с последующим окислением продуктов расщепления в цикле Кребса, широко распространено прямое окисление (Beevers a. Gibbs, 1954а, 1954б; Liorot, 1956). Однако пока не известно, в каких клеточных структурах осуществляется этот процесс.

Итак, хотя митохондрии являются весьма важными клеточными компонентами, осуществляющими процесс биологического окисления, их нельзя считать единственными участниками аэробной фазы дыхания.

б) Участие митохондрий в процессе окислительного фосфорилирования. Митохондрии не только участвуют в реакциях цикла Кребса, но в них осуществляется тесно связанный с окислением процесс фосфорилирования. Этот процесс является чрезвычайно важным, так как в результате его энергия, освобождающаяся в процессе окисления, запасается в богатых энергией фосфатных связях.

Впервые способность растительных митохондрий производить окислительное фосфорилирование была показана в опытах Миллерда и соавторов (Millerd, Bonner,

---

[1] При окислении сукцината водород переносится на сукциндегидразу, не содержащую ДПН или ТПН.

Axelrod a. Bandurski, 1951), а также Боннера и Миллерд (Bonner a. Millerd, 1953). Ими было установлено, что митохондрии этиолированных сеянцев фасоли при окислении кислот поглощают неорганический фосфат, причем это поглощение возможно только в том случае, если в среду прибавлен акцептор богатых энергией фосфатных связей (аденилат). О том, что этот процесс действительно является фосфорилированием, а не адсорбцией фосфорных соединений на митохондриях, говорят и опыты с применением динитрофенола (ДНФ). Динитрофенол, как известно, прекращает процесс фосфорилирования. В опытах с изолированными митохондриями в присутствии динитрофенола действительно прекращалось поглощение неорганического фосфата. Эти данные были подтверждены в ряде работ как с незелеными тканями (Laties, 1953а, 1953б, 1953в; Switzer, Smith a. Loomis, 1955; Lieberman a. Biale, 1955а, 1955б; Fritz a. Naylor, 1955, 1956; Biale, Young, Popper a. Appleman, 1957), так и с митохондриями, выделенными из зеленых листьев (Ohmura, 1955; Smillie, 1956б).

Фосфорилирование сопровождает окисление сукцината, малата, кетоглютарата и изоцитрата. Многие из перечисленных выше исследователей определяли одновременно поглощение фосфата (по исчезновению меченого фосфата из среды) и поглощение кислорода. Определяя отношение Р/О, можно установить число фосфорилирований, происходящих при окислении той или иной кислоты (табл. 3). Наиболее высокое отношение Р/О 2.8—3.8 было получено в опытах с митохондриями из капусты, что говорит по крайней мере о трех фосфорилированиях при окислении α-кетоглютаровой кислоты (в одной реакции окисления до следующей кислоты цикла Кребса).

В митохондриях, по данным ряда авторов (Bonner a. Millerd, 1953; Laties, 1953а; Forti, 1957), содержится аденозинтрифосфатаза; поэтому при изучении окислительного фосфорилирования к суспензии прибавляют слабый раствор фтористого натрия, угнетающий ее активность.

Для нормального хода фосфорилирования совершенно необходимы ионы магния, как это было показано В. А. Энгельгардтом на животных организмах; поэтому в суспензию митохондрий добавляют и соли магния. Некоторые авторы вводят в среду соли марганца, который также является кофактором в окислительном фосфорилировании (Lindberg a. Ernster, 1954; Crane, 1958; Giovanelly a. Stumpf, 1957; Freebairn a. Remmert, 1957б).

По данным Суитцера (Switzer, 1957), действие гербицидов на растение связано с нарушением фосфорилирований в митохондриях.

Итак, одной из важнейших функций митохондрий является их участие в аэробной фазе дыхания. Они играют большую роль в процессах обмена энергии в организме, так как именно в митохондриях осуществляется образование богатых энергией фосфатных связей, сопряженное с окислением субстрата аэробным путем. Предполагается, что эти богатые энергией фосфаты (в основном АТФ) затем могут использоваться хлоропластами для поднятия потенциала первичного акцептора углекислоты (Vishniac a. Ochoa, 1952; Wolken a. Palade, 1953). Поэтому Хекетт называет митохондрии «силовыми установками клетки».

Следует отметить, что эта основная функция митохондрий зависит от возраста растений и их физиологического состояния. Необходимы дальнейшие исследования с привлечением обширного растительного материала разного возраста, так как до сих пор опыты в основном проводились с проростками или плодами.

в) Участие митохондрий в обмене жиров. Для животных митохондрий известно, что в них происходят процессы окисления жиров, а кроме того синтезы фосфолипидов (Green, 1954). В растениях отмечалось включение меченого фосфора в фосфолипиды митохондрий из земляного ореха (Mazelis a. Stumpf, 1955).

Ряд работ по изучению роли митохондрий и микросом в процессах синтеза и окисления жиров провели Хемфрис, Стампф. Барбер и другие исследователи (Humphreys, Newcomb, Bokman, Stumpf, 1954; Humphreys a. Stumpf, 1955; Stumpf a. Barber, 1955; 1956, 1957; см. также сводку Верещагина, 1958).

г) Митохондрии и синтез белка в растительной клетке. Одним из условий синтеза белка является наличие нуклеопротеидов (Сабинин, 1955). Поэтому естественно предположить, что наиболее активный синтез белка должен происходить в частицах, богатых рибонуклеиновой кислотой, т. е. в микросомах. Действительно, в животных организмах именно микросомы являются местами синтеза белка.

Михотондрии растений могут осуществлять синтез пептидных связей. В серии работ Уебстера и сотрудников (Webster, 1953, 1954, 1955а, 1955б, 1956; Webster a. Johnson, 1955; Webster a. Varner, 1955) было показано, что синтез глютатиона происходил на 50% во фракции митохондрий, а остальная его часть образовалась в микросомах и надосадочной жидкости. Для синтеза глютатиона необходимы АТФ и ионы магния, а кроме того этот процесс катализируется ионами калия. Уебстер исследовал также внедрение различных аминокислот в белки разных клеточных фракций. Оказалось, что глютамат наиболее интенсивно включается во фракции, выделенные при 10 000—100 000 *g*, причем добавление в среду АТФ и рибонуклеиновой кислоты усиливало синтез. Им было показано, что включение аминокислот в белки фракций, выделенных из клетки, не связано с деятельностью микроорганизмов.

ТАБЛИЦА 3

Данные по окислительному фосфорилированию с участием растительных митохондрий

Окисляющийся субстрат	Растение	Часть растения, из которой выделены митохондрии	P/O — число атомов P, эстерифицированных на 1 атом O	Авторы
α-кетоглютаровая кислота.	Горох . . .	Зеленые листья.	—	Smillie (1956а, б). Vancsko (1956).
	Фасоль . .	Этиолированные сеянцы, гипокотили.	0.9	Bonner a. Millerd (1953).
	Люпин . .	Этиолированные сеянцы.	3.0	Conn a. Young (1957).
	Клещевина	Эндосперм.	> 2.0	Akazawa a. Beevers (1956).
	Шпинат . .	Зеленые листья.	—	Ohmura (1955).
	Батат . . .	Корни (клубни).	1.0	Akazawa a. Uritani (1954).
	» . . .	» »	2.0—3.0	Lieberman a. Biale (1956а).
	Авокадо .	Плоды.	2.0—3.0	Biale, Young, Popper a. Appleman (1957).
	Перец . . .	Почти зрелые плоды.	—	Howard a. Yamaguchi (1957б).
	Symplocarpus foetidus . . .	Початки.	3.17—3.78	Hackett a. Haas (1958).
	Капуста . .		2.8—3.8	Freebairn a. Remmert (1957а).
Сукцинат.	Горох . . .	Этиолированные зеленые листья.	1.5	Smillie (1956а, б).
	Люпин . .	Этиолированные сеянцы.	2.0	Conn a. Young (1957).
	Маш . . .	Проростки.	1.8	Fritz a. Naylor (1955, 1956).
	Шпинат . .	Листья.	—	
	Батат . . .	Клубни.	1.04	Akazawa a. Uritani (1954).
	Цветная капуста . .	Почки.	0.9	Latics (1953б).
	Авокадо .		0.58—0.84	Romani a. Biale (1957).
Цитрат-изоцитрат.	Батат . . .	Клубни.	1.25	Akazawa a. Uritani (1954).
Малат.	Капуста . .	Листья.	—	Latics (1953а).
	Авокадо .	Плоды.	0.7—1.4	Romani a. Biale (1957).

Трансаминазы (Wilson, King a. Burris, 1954) сосредоточены как в частицах, так и в растворимых фракциях из люпина и ячменя. Аказава и другие (Akazawa, Funahashi, Uritani, 1953) подчеркивают, что трансамирование в сеянцах сои сочетается с циклом трикарбоновых кислот.

Интересны работы по синтезу белка в зеленых листьях и фракциях, выделенных из них. Ряд исследователей полагает (Ничипорович, 1955), что белки образуются в процессе фотосинтеза наряду с безазотистыми веществами. Работы с изолированными хлоропластами (Сисакян, 1956; Сисакян и Филиппович, 1957) показывают, что последние способны включать меченый глицин в белки.

Декен-Гренсон (Deken-Grenson, 1954), работая с фракциями, изолированными из листьев цикория, заключил, что на свету интенсивный синтез белка происходит в пластидах, хотя белок накапливался также в митохондриях и микросомах. Однако в отдельных листьях табака, которые выдерживались на растворах аммония, содержащего N^{15}, наиболее активный синтез белка происходил не в хлоропластах, а в малых частицах.

По данным Стефенсона, Тиманна и Замечника (Stephenson, Thimann a. Zameĉnik, 1956), наиболее активно синтез белка осуществлялся в хлоропластах (опыты проводились с включением лейцина, меченого C^{14}; расчет производился на 1 мг белка разных фракций); но при очень коротких экспозициях (2 мин.) больше всего обогащались меченой аминокислотой микросомы.

Мартин и Мортон (Martin a. Morton, 1956б) считают, что синтез белка протекает в основном в микросомах, а митохондрии доставляют для этих синтезов энергию, аккумулированную в АТФ. На участие микросом в синтезе белка у табака указывают и работы Козентино (Cosentino, 1956).

Радиоавтографы показывают, что синтез белка может происходить также в ядре и в цитоплазматических гранулах (Howard a. Pelc, 1951).

Все эти данные говорят о том, что в растениях в процессах образования пептидных связей и белков, очевидно, могут принимать участие разные структуры клетки; в зависимости от условий преобладают синтетические процессы в тех или иных структурных элементах. На свету синтез белка, очевидно, в значительной мере осуществляется в хлоропластах.

д) Митохондрии и поглощение воды и солей. Как уже указано выше, основная функция митохондрий — окислительное фосфорилирование. Поэтому все процессы, связанные с затратой энергии, накопленной в виде богатых энергией фосфатных связей, косвенно должны зависеть от митохондрий, а все воздействия, нарушающие фосфорилирования, приводить к нарушению ряда других процессов.

Хорошо известно, что поглощение солей растением зависит от дыхания. Опыты показывают, что дыхательные яды сокращают поглощение минеральных веществ корнем. Но еще более резкое действие на поглощение оказывает динитрофенол, препятствующий фосфорилированию (Ordin a. Jacobson, 1955).

Но роль митохондрий в процессе поглощения минеральных веществ заключается, по мнению ряда авторов, не только в том, что они дают энергию для этого процесса, но и в непосредственном их участии в поглощении и передвижении веществ в клетке. По теории Люндегорда (Lundegårdh, 1955), огромную роль в поглощении анионов играют цитохромы. Так как цитохромы расположены, в основном, в митохондриях, то очевидно, что последние принимают участие в процессе поглощения минеральных веществ. Кроме того, митохондрии подвижны, поэтому они осуществляют перенос веществ от внешней части клетки в вакуоли. Эту роль митохондрий усиленно доказывают австралийские физиологи растений (Robertson a. oth., 1955; Robertson, Wilkins, Hope a. Nestel, 1955; Honda a. Robertson, 1956; Honda, Robertson a. Gregory, 1958).

Сабинин (1955) указывает, что роль структурных элементов клетки связана с наличием у них огромного отношения поверхности к объему, что благоприятствует процессам адсорбции, имеющим большое значение в поглощении веществ клеткой.

В работах Флорелл (Florell, 1956, 1957) показано, что на формирование митохондрий значительное влияние оказывают условия кальциевого питания: в отсутствие или при недостатке кальция в питательной среде снижается количество и масса митохондрий. Флорелл приходит к выводу, что наблюдавшееся в работах Бурстрома влияние кальция на редукцию нитратов связано с его воздействием на митохондрии, в которых осуществляется эта редукция.

Тагер и Раутанен (Tager a. Rautanen, 1955, 1956) отметили роль митохондрий в обмене серы, в частности в окислении сульфита в сульфат.

Таким образом, по данным ряда исследователей, митохондрии играют важную роль в процессе поглощения и передвижения веществ клеткой, причем эта роль является не только косвенной (снабжение энергией процесса поступления веществ), но и прямой (непосредственный перенос ионов).

Существуют указания о нахождении митохондрий в ситовидных трубках, что также наводит на мысль об их участии в передвижении веществ (McGivern, 1957).

Предполагается, что растительные митохондрии, как и животные, принимают участие в поглощении и передвижении воды. Однако эта роль растительных митохондрий еще мало доказана (Taft a. Levitt, 1957; Tedeshi a. Harris, 1955).

Заключение

Работы последних лет показали, что отдельные клеточные структуры обладают различной биохимической активностью.

Ядро, важнейший структурный элемент клетки, оказалось беднее ферментами, нежели другие клеточные структуры. Хлоропласты, изолированные из клеток листа, содержат большой набор ферментов, не только непосредственно участвующих в ассимиляции углекислоты, но и ряд других ферментов, связанных с обменом белков и других веществ.

Микросомы, субмикроскопические частицы плазмы, играют большую роль в белковом обмене.

Микроскопические плазменные частицы — митохондрии — содержат комплекс ферментов, принимающих участие в аэробной фазе дыхания (окислении пировиноградной кислоты в цикле Кребса) и в переносе электронов к кислороду (цитохромы, цитохромоксидаза). Эти процессы в митохондриях связаны с образованием макроэргических фосфатных связей. Вот почему митохондриям принадлежит большая роль в процессах обмена энергии (и веществ) в организме.

В настоящее время нельзя еще сказать о количественном значении митохондрий в дыхании неповрежденных растительных тканей. Тем не менее, результаты, полученные при работе с изолированными митохондриями, являются ценным вкладом в учение о дыхательном обмене растений. Митохондрии принимают участие в жировом и белковом обмене растений, в поглощении воды и солей. Но неправы те авторы (Хекетт), которые пытаются поставить митохондрии в центр всего обмена веществ в организме. Эти исследователи забывают о том, что без регулирования процесса жизнедеятельности со стороны ядра, клетка быстро отмирает.

Литература

Верещагин А. Г. (1958). Обмен запасных жиров в растениях. Усп. совр. биолог., *45*, 1. — **Даунс** А. (1957). Выделение ядер и ядрышек и их состав. В кн. Нуклеиновые кислоты. Пер. с англ. — **Ничипорович** А. А. (1955). Результаты изучения продуктов фотосинтеза в зависимости от условий его осуществления с применением меченых атомов. В кн. Применение изотопов в технике, биологии и сельском хозяйстве. Докл. советск. делегац. на Международн. конф. по мирному использованию атомной энергии. — **Пикклс** Е. (1956). Центрифугирование. В кн. Биофизические методы исследования. Пер. с англ. — **Платова** Т. П. (1949). Об участии цитоплазмы и ядра в клеточном обмене веществ. Усп. совр. биолог., *28*, 2. — **Сабинин** Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений.— **Сисакян** Н. М. (1951). Ферментативная активность протоплазменных структур. — **Сисакян** Н. М. (1956). Химическая природа и биохимические функции пластид. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5, 6. — **Сисакян** Н. М., Р. М. **Бекина** и Н. М. **Мосолова**. (1957). О циклофоразной активности структурных элементов растительной клетки. ДАН СССР, *112*, 3. — **Сисакян** Н. М., Н. А. **Васильева** и Г. И. **Спиридонова**. (1957). Выделение ядер из растительной клетки и изучение их биохимических свойств. Биохим., *22*, 5. — **Сисакян** Н. М. и Н. И. **Филиппович**. (1951). О характере изменения активности ферментов дыхания в процессе стадийного развития растений. ДАН СССР, *76*, 3. — **Сисакян** Н. М. и И. И. **Филиппович**. (1953). Характер обмена веществ при стадийном развитии организма (к вопросу о стадийном развитии растений). Журн. общ. биолог., *14*, 3. — **Сисакян** Н. М. и И. И. **Филиппович**. (1955). О синтезе белка в изолированных хлоропластах. ДАН СССР, *102*, 3. — **Сисакян** Н. М. и Н. И. **Филиппович**. (1956). О локализации цитохромоксидазы в растительной клетке. Биохим., *21*, 1. — **Сисакян** Н. М. и Н. Н. **Филиппович**. (1957). Синтез белка в изолированных структурах растительной клетки. Биохим., *22*, 1—2. — **Современные проблемы цитологии**. (1955). Сб., пер. с англ. — **Хесин** Р. В. (1951). Выделение цитоплазматических гранул, их строение и роль во внутриклеточном обмене. Усп. совр. биолог., *31*, 1. — **Хогебум** Д. и В. **Шнейдер**. (1957). Цитоплазма. В кн. Нуклеиновые кислоты. Пер. с англ. — **Шапот** В. С. (1949). Структурные белки клетки. Вестн. Ленингр. унив., 7 (35). — **Abramsky** M. a. J. J. **Biale**. (1955). The pyruvate oxidation system in avocado fruit particles. Plant Physiol., *30*, suppl. — **Akazawa** T. a. H. **Beevers**. (1956). Oxidative phosphorylation in mitochondria from the developing castor bean seedlings. Plant Physiol., *31*, suppl. — **Akazawa** T. a. H. **Beevers**. (1957a). Some chemical components of mitochondria and microsomes from germinating castor beans. Biochem. Journ., *67*, 1. — **Akazawa** T. a. H. **Beevers**. (1957б). Mitochondria in the endosperm of the germinating castor bean: a developmental study. Biochem. Journ., *67*, 1. — **Akazawa** T., S. **Funahashi** a. I. **Uritani**. (1953). Coupling of transamination with the tricarboxylic acid cycle in the soybean seedlings. Journ. Agricult. Chem. Soc. Japan, *27*. — **Akazawa** T. a. I. **Uritani**. (1954). Respiratory oxidation and oxidative phosphorylation by cytoplasmic particles of sweet potato. Journ. Biochem. (Japan), *41*, 5. — **Avron** M. (Abramsky) a. J. **Biale**. (1957a). Metabolic processes in cytoplasmic particles of the avocado fruit. III. The operation of the tricarboxylic acid cycle. Plant Physiol., *32*, 2. — **Avron** M. a. J. **Biale**. (1957б). Metabolic processes in cytoplasmic particles of the avocado fruit. V. Effect of oxalacetate on the oxidation of pyruvate and succinate. Journ. Biol. Chem., *225*, 2. — **Beaudreau** э. G. a. L. M. **Remmert**. (1955). Krebs cycle

activity of particles from bean seedlings. Arch. Biochem. a. Biophys., *55*, 2. — Beevers H. a. M. Gibbs. (1954a). Investigations on the path of carbohydrates breakdown on plants. Rapp. et commun. VIII Congr. Intern. Bot., sect. 11—12. — Beevers H. a. M. Gibbs. (1954б). The direct oxidation pathway in plant respiration. Plant Physiol., *29*, 4. — Beevers H. a. D. Walker. (1956). The oxidative activity of particulate fractions from germinating castor beans. Biochem. Journ., *62*. 1. — Bensley R. a. N. Hoerr. (1934). Studies on cell structure by the freezing-drying method. VI. The preparation and properties of mitochondria. Anat. Record., *60*. — Biale J. (1954). Oxidative phosphorylation by cytoplasmic particles of fruits in relation to the climacteric. Rapp. et commun. VIII Congr. Intern. Bot., sect. 11—12. — Biale J., P. Young, C. Popper a. W. Appleman. (1957). Metabolic processes in cytoplasmic particles of the avocado fruits. I. Preparative procedure, cofactor requirements and oxidative phosphorylation. Physiol. Plantarum, *10*, 1. — Bonner W. (1955a). Phenol oxidase reduction of cytochrome C. Plant Physiol., *30*, suppl. — Bonner W. (1955б). The effect of sequestrene on the cytochrome system. Plant Physiol., *30*, suppl. — Bonner W. (1956). Spectroscopic and enzymatic observations on mung bean seedlings. Plant Physiol., *31*, suppl. — Bonner J. a. A. Millerd. (1953). Oxidative phosphorylation by plant mitochondria. Arch. Biochem. a. Biophys., *42*, 1. — Bonner W. a. C. Yocum. (1956). Spectroscopic and enzymatic observations on the spadix of skunk cabbage. Plant Physiol., *31*, suppl. — Brummond D. a. R. Burris. (1953). Transfer of C^{14} by lupine mitochondria through reactions of the tricarboxylic acid cycle. Proc. Nat. Acad. Sci. USA., *39*, 8. — Brummond D. a. R. Burris. (1954). Reactions of the tricarboxylic acid cycle in green leaves. Journ. Biol. Chem., *209*, 2. — Buchholz J. (1947). Methods in the preparation of chromosomes and other parts of cells for examination with an electron microscope. Amer. Journ. Bot., *34*, 8. — Burris R. (1953). Organic acids in plant metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol., *4*. — Buvat R. (1953). Morphological changes in chondriosomes. Endeavour, *12*, 1. — Chow C. a. J. Biale. (1957). Metabolic processes in cytoplasmic particles of the avocado fruit. II. Participation of cytochrome C in the electron transport chain. Physiol. Plantarum, *10*, 1. — Conn E. a. L. Young. (1957). Oxidative phosphorylation in lupine mitochondria. Journ. Biol. Chem., *226*, 1. — Cooperstein S., A. Lazarow a. J. Patterson. (1953). II. Reactions and properties of Janus green B and its derivatives. Exp. Cell Research, *3*, 1. — Cooperstein S. a. A. Lazarow. (1953). III. Reduction of Janus green B by isolated enzyme systems. Exptl. Cell Research, *3*, 1. — Cosentino V. (1956). Le proteine normali e anormali della piatte. III. Incorporation di amino acidi da parte di microsomi vegetali in vitro. Ricerca scient., *26*, 4; IV. Microsomi da tabacco e sinthesi proteica. Ricerca scient., *26*, 7. — Crane F. (1957). Electron transport and cytochromes of subcellular particles from cauliflower buds. Plant Physiol., *32*, 6. — Crane F. (1958). Rôle of trace elements in electron transport and oxidative phosphorylation.Soil Sci., *85*, 2. — Crane F., J. Glenn a. D. Green. (1956). Studies on the electron transfer particles. Biochim. et Biophys. Acta, *24*, 1. — Davies D. (1953). The Krebs cycle enzyme system of pea seedlings. Journ. Exp. Bot., *4*, 11. — Davies D. (1954). Some aspects of plant mitochondria. Proc. Roy. Soc. (London), B, *142*, 907. — Deken-Grenson M. (1954). Grana formation and synthesis of chloroplastic proteins induced by light in portions of etiolated leaves. Biochim. et Biophys. Acta, *14*, 2. — Du Buy H., M. Woods a. M. Lackey. (1950). Enzymatic activities of isolated normal and mutant mitochondria and plastids. Science, *111*, 2891. — Emanuel C. a. I. Chaikoff. (1957). An hydraulic homogenizer for the controlled release of cellular components from various tissues. Biochim. et Biophys. Acta, *24*, 2. — Finkle B. a. D. Arnon. (1954). Metabolism of isolated cellular particles from photosynthetic tissues. II. Oxidative decarboxylation of oxalic acid. Physiol. Plantarum, *7*, 4. — Florell C. (1956). The influence of calcium on root mitochondria. Physiol. Plantarum, *9*, 2. — Florell C. (1957). Calcium, mitochondria and anion uptake. Physiol. Plantarum, *10*, 4. — Forti G. (1957). Adenosinetriphosphatase activity of pea mitochondria. Physiol. Plantarum, *10*, 5. — Freebairn H. a. L. Remmert. (1956). Oxidative activity of subcellular particles from a number of plant species. Plant Physiol., *31*, 4. — Freebairn H. a. L. Remmert. (1957a). Oxidative phosphorylation by subcellular particles from cabbage. Plant Physiol., *32*, 4. — Freebairn H. a. L. Remmert. (1957б). The tricarboxylic acid cycle and related reactions catalized by particulate preparations from cabbage. Physiol. Plantarum, *10*, 1. — Fritz G. a. H. Beevers. (1955). Cytochrome oxidase content and respiratory rates of etiolated wheat and barley seedlings. Plant Physiol., *30*, 4. — Fritz G. a. A. Naylor. (1955). Phosphorylation coupled with oxidation of succinate by mitochondria from cauliflower and mung beans. Plant Physiol., *30*, suppl. — Fritz G. a. A. Naylor. (1956). Phosphorylation accompanying succinate oxidation by mitochondria from cauliflower buds and mung bean seedlings. Physiol. Plantarum, *9*, 2. — Giovanelly J. a. P. Stumpf. (1957). Oxidation of malonate by peanut mitochondria. Plant Physiol., *32*, 5. — Goddard R. a. H. Stafford. (1954). Localization of enzymes in the cells of higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., *5*. — Green D. (1954). In «Chemical pathways of metabolism», I, гл. «Enzymes in metabolic sequences». — Hackett D. (1955a). Recent studies on plant mitochondria. Intern. Rev. Cytology, *4*. — Hackett D. (1955б). A pathway of terminal oxidation in potato mitochondria. Plant Physiol., *30*, suppl. — Hackett D. (1956). Pathways of oxidation in cell-free potato fractions. Plant Physiol., *31*, 2. — Hackett D. (1958). Pathways of oxidation in cell-free potato fraction. II. Properties of the soluble pyridine nucleotide oxidase system. Plant Physiol., *33*, 1. — Hackett D. a. D. Haas. (1958). Oxidative phosphorylation and functional cytochromes in skunk cabbage mitochondria. Plant Physiol., *33*, 1. — Hackett D. a. E. Simon. (1954). Oxidative activity of particles prepared from the spadix of *Arum maculatum*. Nature, *173*, 4395 — Hageman R. a. J. Hanson. (1955). Carbohydrase activity of cytoplasmic particles prepared from corn scutellum. Plant Physiol, *30*, suppl. — Hartree E. (1957). Cytochromes in higher plants. Adv. Enzymol., *18*. — Honda S. a. R. Robertson. (1956). Studies in the metabolism of plant cells. XI. The Donnan equilibration and the ionic relations of plant mitochondria. Austral. Journ. Biol. Sci., *9*, 3. — Honda S., R. Robertson a. J. Gregory. (1958). Studies in the metabolism of plant cells. XII. Ionic effects on oxidation of reduced DPN and cytochrome C by plant mitochondria. Austral. Journ. Biol. Sci., *7*, 1. — Howard A. a. S. Pelc. (1951). Synthesis of nucleoprotein in bean root cells. Nature, *167*, 4255. — Howard F. a. M. Yamaguchi. (1957a). Respiration and oxidative activity of particulate fractions from developing pepper fruits. Plant Physiol., *32*, 5. — Howard F. a. M. Yamaguchi. (1957б). Hydrogen transport and oxidative phosphorylation by particulates from developing pepper fruits. Plant Physiol., *32*, 5. — Humphreys T. a. E. Conn. (1956). The oxidation of reduced DPN by lupine mitochondria. Arch. Biochem. a. Biophys., *60*, 1. — Humphreys T., E. Newcomb, A. Bokman a. P. Stumpf. (1954). Fat metabolism in higher plants. II. Oxidation of palmitate by peanut particulate system. Journ. Biol. Chem., *210*, 2. — Humphreys T. a. P. Stumpf. (1955). Fat metabolism in higher plants. IV. Preparation of soluble fatty acid oxidases from peanut microsomes. Journ. Biol. Chem., *213*, 2. — Jagendorf A. a. S. Wildman. (1954). The proteins of green leaves. VI. Centrifugal fractionation of tobacco leaf homogenates and some properties of isolated chloroplasts. Plant Physiol., *29*, 3. — James W. (1957). Reaction paths in the respiration of the higher plants. Adv. Enzymol., *18*. — James W. a. V. Das. (1957). The organization of respiration in chlorophyllous cells. New Phytologist., *56*, 3. — James W. a. D. Elliot. (1955). Cyanide-resistant mitochondria from the spadix of *Arum*. Nature, *175*, 4445. — Jensen W. (1955). The cytochemical localization of acid phosphatase in root tip cells. Plant Physiol., *30*, suppl. — Johnston F., M. Nasatir a. H. Stern. (1957). The isolation of nuclei and oxidative particles from viable wheat embryos. Plant Physiol., *32*, 2. — Kmetec E. a. E. Newcomb. (1956). Properties of particulate fractions isolated from homogenates of peanut cotyledons. Amer. Journ. Bot., *43*, 5. — Laties G. (1953a). The dual role of adenylate in the mitochondrial oxidations of a higher plant. Physiol. Plantarum, *6*, 2. — Laties G. (1953б). The physical environment and oxidative and phosphorylative capacities of higher plant mitochondria. Plant Physiol., *28*, 4. — Laties G. (1953в). Transphorylating systems as a controlling factor in mitochondrial respiration. Physiol. Plantarum, *6*, 2. — Laties G. (1954). The osmotic inactivation in situ of plant mitochondrial enzymes. Journ. Exp. Bot., *5*, 13. — Lazarow A. a. S. Cooperstein. (1953). Studies on the mechanism of Janus green B staining of mitochondria. I. Review of the literature. Exp. Cell Research, *3*, 1. — Lieberman M. a. J. Biale. (1955a). Oxidative phosphorylation by sweet potato mitochondria. Plant Physiol., *30*, suppl. — Lieberman M. a. J. Biale. (1955б). Effectiveness of EDTA in the activation of oxidations mediated by mitochondria from broccoli buds. Plant Physiol., *30*, 6. — Lieberman M. a. J Biale. (1956a). Oxidative phosphorylation by sweet potato mitochondria and its inhibition by polyphenols. Plant Physiol., *31*, 6. — Lieberman M. a. J. Biale. (1956б). Cofactor requirements for oxidation of α-keto acids by sweet potato mitochondria. Plant Physiol., *31*, 6. — Lindberg O. a. L. Ernster. (1954). Manganese, a cofactor of oxidative phosphorylation. Nature, *173*, 4413. — Liorot C. (1956). Les vois directes l'oxidation biologic du glucose. Année biologique, *32*, 5—6. — Lundegårdh H. (1955). Mechanisms of absorption, transport, accumulation and secretion of ions. Ann. Rev. Plant Physiol., *6*. — Mapson L. a. E. Moustafa. (1956). Ascorbic acid and glutathione as respiratory carriers in the respiration of pea seedlings. Biochem. Journ., *62*, 2. — Martin E. a. R. Morton. (1955). Cytochrome b_3 of microsomes from plant tissues. Nature, *176*, 4472. — Martin E. a. R. Morton. (1956a). Enzymatic and chemical properties of cytoplasmic particles from wheat roots. Biochem. Journ., *64*, 4. — Martin E. a. R. Morton. (1956б). Enzymatic properties of microsomes and mitochondria from silver beet. Biochem. Journ., *62*, 4. — Martin E. a. R. Morton. (1957). Haem pigments of cytoplasmic particles from nonphotosynthetic plant tissues. Biochem. Journ., *65*, 2. — Mayer A., A. Poljakoff-Mayber a. W. Appleman. (1957). Studies of the oxidative systems in germinating lettuce seeds. Physiol. Plantarum, *10*, 1. — Mazelis M. a. P. Stumpf. (1955). Fat metabolism in higher plants.

VI. Incorporation of P^{32} into peanut mitochondrial phospholipids. Plant Physiol., *30*, 3. — McGivern M. (1957). Mitochondria and plastids in sieve-tube cells. Amer. Journ. Bot., *44*, 1. — Miller G. a. H. Evans. (1956a). The influence of salts on the activity of particulate cytochrome oxidase from roots of higher plants. Plant Physiol., *31*, 5. — Miller G. a. H. Evans. (1956б). Comparison of certain properties of particulate cytochrome oxidase with a purified solubilized cytochrome oxidase from soybean roots. Plant Physiol., *31*, suppl. — Millerd A. (1951). Succinoxidase of potato tuber. Proc. Linnean Soc. New South Wales, *76*, 355—356. — Millerd A. (1955). Respiratory oxidation of pyruvate by plant mitochondria. Arch. Biochem a. Biophys., *42*, 1. — Millerd A., J. Bonner, B. Axelrod a. R. Bandurski. (1951). Oxidative and phosphorylative activity of plant mitochondria. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, *37*, 12. — Millerd A., J. Bonner a. J. Biale. (1953). The climacteric rise in fruit respiration as controlled by phosphorylative coupling. Plant Physiol., 28, 3. — Newcomb E. (1951). Effect of auxin on ascorbic oxidase activity in tobacco pith cells. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Medic., *76*, 3. — Newcomer E. (1940). Mitochondria in plants. Bot. Review, *6*, 3. — Newcomer E. (1951). Mitochondria in plants, II. Bot. Review, *17*, 2. — Ohmura T. (1955). Oxidative phosphorylation by a particulate fraction from green leaves. Arch. Biochem. a. Biophys. *57*, 1. — Ordin L. a. L. Jacobson. (1955). Inhibition of ion absorption and respiration in barley roots. Plant Physiol., *30*, 1. — Pearson J. a. R. Robertson. (1954). The climacteric rise in respiration of fruit. Austral. Journ. Biol. Sci., *7*, 1. — Price C. a. K. Thimann. (1954a). The estimation of dehydrogenases in plant tissue. Plant Physiol., *29*, 2. — Price C. a. K. Thimann. (1954б). Dehydrogenase activity and respiration: a quantitative comparison. Plant Physiol., *29*, 3. — Rautanen N. a. J. Tager. (1955). The oxidation of amino acids by plant mitochondria. Ann. Acad. Sci. Fennicae, II Chemica. Ser. A60. Biochemistry of nitrogen. — Ritchie D. a. P. Hazeltine. (1953). Mitochondria in *Allomyces* under experimental conditions. Exp. Cell Research *5*, 2. — Robertson R. a. oth. (1955). Plant mitochondria and salt accumulation. Nature, *175*, 4458. — Robertson R., J. Wilkins, A. Hope a. L. Nestel. (1955). Studies on the metabolism of plant cells. X. Respiratory activity and ionic relations of plant mitochondria. Austral. Journ. Biol. Sci., *3*, 2. — Romani R. a. J. Biale. (1957). Metabolic processes in cytoplasmic particles of the avocado fruit. IV. Ripening and the supernant fraction. Plant Physiol., *32*, 6. — Sanders F. (edit.). (1957). Mitochondria and other cytoplasmic inclusions Sympos. Soc. Exp. Biol., *10*. — Simon E. (1957). Succinoxidase and cytochrome oxidase in the mitochondria from the spadix of *Arum*. Journ. Exp. Bot., *8*, 22. — Smillie R. (1955a). Mitochondria in green leaves. Austral. Journ. Sci., *17*, 6. — Smillie R. (1955б). Enzymic activity of particles isolated from various tissues of the pea plants. Austral. Journ. Biol. Sci., *8*, 2. — Smillie R. (1956a). Enzymic activities of subcellular particles from leaves. II. Centrifugal fractionation and characterization of particles in homogenates of etiolated pea leaves. Austral. Journ. Biol. Sci., *9*, 3. — Smillie R. (1956б). III. Centrifugal fractionation and characterization of particles in homogenates of green pea leaves. Austral. Journ. Biol. Sci., *9*, 3. — Sorokin H. (1955). Mitochondria and spherosomes in the living epidermal cell. Amer. Journ. Bot., *42*, 3. — Sorokin H. (1956). Studies on living cells of pea seedlings. I. Survey of vacuolar precipitates., mitochondria, plastides, spherosomes. Amer. Journ. Bot., *43*, 10. — Stafford H. (1951). Intracellular localization of enzymes in pea seedlings. Physiol. Plantarum, *4*, 4. — Stanley R. (1957). Krebs cycle activity of mitochondria from endosperm of sugar pine seed. Plant Physiol., *32*, 5. — Stanley R. a. E. Conn. (1957). Enzymic activity of mitochondria from germinating seedlings of sugar pine. Plant Physiol., *32*, 5. — Stephenson M., K. Thimann a. P. Zamećnik (1956). Incorporation of C^{14} amino acids into proteins of leaf disks and cell-free fractions of tobacco leaves. Arch. Biochem. a. Biophys., *65*, 1. — Stumpf P. a. G. Barber. (1955). Fat metabolism of higher plants. III. The enzymatic oxidation of glycerol. Plant Physiol., *30*, 1. — Stumpf P. a. G. Barber. (1956). Fat metabolism in higher plants. VII. Oxidation of fatty acids by peanut mitochondria. Plant Physiol., *31*, 4. — Stumpf P. a G. Barber. (1957). Fat metabolism in higher plants. IX. Enzymatic. synthesis of long chain fatty acids by avocado particles. Journ. Biol. Chem., *227*, 1. — Switzer C. (1957). Effects of herbicidic and related chemicals on oxidative phosphorylation by isolated soybean mitochondria. Plant Physiol., *32*, 1. — Switzer C., F. Smith a. W. Loomis. (1955). Factors affecting oxidation and phosphorylation of soybean mitochondria. Plant Physiol., *30*, suppl. — Taft D. a. J. Levitt. (1957). Investigation of the cytoplasmic paritculates and proteinds of potato tubers. V. Osmotic behavior of mitochondria. Physiol. Planarum, *10*, 1. — Tager J. (1954). The oxidation of pyrivic acid by a particulate fraction from *Avena* seedlings. Physiol. Plantarum, 7, 4. — Tager J. a. N. Rautanen. (1955). Sulphite oxidation by a plant mitochondrial system. I. Preliminary observations. Biochim. et Biophys. Acta, *18*, 1. — Tager M. a. N. Rautanen. (1956). Sulphite oxidation by a plant mitochondrial system. Physiol. Plantarum, *9*, 4. — Tedeshi H. a. D. Harris. (1955). The osmotic behavior and permeability to non-electrolytes of mitochondria. Arch. Biochem. a. Biophys., *58*, 1. — Ts'o P., J. Bonner a. J. Vinograd. (1956). Microsomal nucleoprotein particles from pea seedlings. Journ. Biophys. a. Biochem. Cytol., *2*, 4. — Ts'o P., J. Bonner a. J. Vinograd (1957). Physical and chemical properties of microsomal particles from pea seedlings. Plant Physiol., *32*, suppl. — Vanesko S. (1956). On the properties of mitochondria isolated from the cotyledons of non-germinating pea seeds. Plant Physiol., *31*, suppl. — Vishniac W. a. S. Ochoa. (1952). Phosphorylation coupled to photochemical reduction of pyridine nucleotides by chloroplast preparations. Journ. Biol. Chem., *198*, 2. — Walker D. a. H. Beevers. (1956). Some requirements for pyruvate oxidation by plant mitochondrial preparations. Biochem. Journ., *62*, 1. — Webster G. (1952). The occurence of cytochrome oxidase in tissues of higher plants. Amer. Journ. Bot., *39*, 10. — Webster G. (1953). Peptide-bond synthesis in higher plants. I. The synthesis of glutathione. Arch. Biochem. a. Biophys., *47*, 2. — Webster G. (1954). Incorporation of radioactive glutamic acid into proteins of higher plants. Plant Physiol., *29*, 4. — Webster G. (1955a). Protein synthesis in cell-free extracts of pea seedlings. Plant Physiol., *30*, suppl. — Webster G. (1955б). Incorporation of radioactive aminoacids into proteins of plant tissue homogenates. Plant physiol., *30*, 4. — Webster G. (1956). On the significance of measurements of amino acid incorporation into the proteins of cell-free preparations. Plant Physiol., *31*, 6. — Webster G. a. Johnson. (1955). Effect of ribonucleic acid on amino acid incorporation by a particulate preparation from pea seedlings. Journ. Biol. Chem., *217*, 2. — Webster G. a. J. Varner. (1955). Peptide-bond synthesis in higher plants. III. The formation of glutathione from glutamilcysteine. Arch. Biochem. a. Biophys., *55*, 1. — Weinstein L., W. Robbins a. W. Wainio. (1954). Assay of cytochrome oxidase activity of sunflower leaf tissue on relation to pH value and cation concentration of the buffer. Plant Physiol., *29*, 4. — Went H. (1958). A micro homogenizer for small volume samples. Biochim. et Biophys. Acta, *27*, 1. — Wilson D., K. King a. R. Burris. (1954). Transamination reactions in plants. Journ. Biol. Chem., *208*, 2. — Withrow A. a. J. Wolff. (1956). Succinate oxidation by mitochondrial preparations from bean seedlings. Physiol. Plantarum, *9*, 3. — Wolken J. a. G. Palade. (1953). An electron microscop study of two flagellates chloroplast structure and variation. Ann. New York Acad. Sci., *56*, 5. — Yocum C. a. D. Hackett. (1955). Terminal oxidation in the Aroid spadix. Plant Physiol., *30*, suppl. — Yocum C. a. D. Hackett. (1957). Participation of the cytochromes in the respiration of the Aroid spadix. Plant Physiol., *32*, 3. — Young J. a. E. Conn. (1956). The reduction and oxidation of glutatione by plant mitochondria. Plant Physiol., *31*, 3.

Ленинградский
государственный университет
им. А. А. Жданова.

(Получено 8 VII 1958).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

А. И. Толмачев. Деревья, кустарники и деревянистые лианы Сахалина. (Краткий определитель). Изд. АН СССР, М.-Л., 1956, 171 стр., 83 рис.

Древесная растительность о. Сахалина представляет огромный интерес ввиду большого разнообразия видов и поразительной контрастности их. Представители субтропической флоры здесь уживаются с арктическими видами, колоссальные деревья — с незаметными кустарничками, лиственные — с хвойными, многочисленные вечнозеленые растения — с листопадными.

Между тем, живущие на континенте очень мало знакомы с удивительной сахалинской флорой; плохо также интродуцируются ее представители на территории СССР. Редкие ботанические сады в нашей стране имеют в составе своих коллекций сахалинские виды; описания же растений о. Сахалина, как правило, мало доступны широкому кругу читателей, а опубликованные монографии уже давно стали библиографической редкостью. Появление рецензируемой книги восполняет в известной мере существующий пробел в литературе.

Книга состоит из двух разделов: таблиц для определения родов деревьев, кустарников и деревянистых лиан Сахалина и систематического обзора их видов. В дихотомических таблицах дается определение 79 родов. Положительным моментом является то, что для определения по таблицам составителем использованы многие признаки сахалинских растений: форма роста (дерево, кустарник, кустарничек, лиана), внешний вид коры ствола, особенности ветвей, побегов, листьев, цветков и соцветий, наличие полового диморфизма, характерные черты плодов, семян и т. д. С другой стороны, как видно из этого перечня, определение по многим признакам возможно лишь в природе, непосредственно возле объекта изучения.

Ниже приводятся некоторые замечания, касающиеся определительной таблицы.

В порядковой нумерации ступеней таблицы отсутствует обычное для определителей обозначение номеров отправных ступеней, помещаемых в скобках после номера ступени. Поэтому пользующийся определителем, сделав ошибку, не может ее исправить. Так, например, ступень 67 на стр. 20 совершенно не связана с предшествующим текстом таблицы и ни одна более ранняя ступень не отсылает читателя к № 67. Теза и антитеза внутри 56-й ступени (стр. 18) отсылают к одному и тому же № 57. В ступени восьмой (стр. 10), в тезе сказано: «на конце листа один непарный листочек», откуда следует, что растение должно иметь непарноперистые листья. Однако эта теза приводит нас к желтой акации (*Caragana arborescens*), у которой листья парноперистые. Парноперистость у этого вида отмечает и сам автор, но только в его описании на стр. 122. Подчас автор забывает об очень наглядном признаке супротивного листорасположения и приводит излишне много второстепенных признаков, отличающих *Sorbus* от *Fraxinus* и *Juglans* от *Phellodendron* (стр. 12).

Трещиноватую кору деревьев автор называет рубчатой, а следовательно покрытой рубцами, шрамами и следами повреждений; но в действительности повреждения, которые должны зарубцовываться, в данном случае не имеют места. Процесс растрескивания коры является закономерным и естественным в жизни дерева, — это результат деятельности камбия и феллогена. При растрескивании образуются не рубцы, а различных размеров трещины, полосы или чешуйки корки.

А. И. Толмачев относит к роду *Ampelopsis* растения с простыми листьями (стр. 17), в то время как этот род отличается от других пальчатосложными листьями. В ступени 57 (в антитезе) говорится о перистом расположении листовых жилок; эта ступень приводит нас к роду *Morus*, представители которого имеют пальчатое расположение основных жилок листа. В тезе ступени 78 не сказано, куда дуговидно загибаются боковые жилки — к основанию или к вершине листовой пластинки.

И, наконец, последнее замечание по определительной таблице. Некоторые роды повторяются по два раза и более. На наш взгляд это излишне; целесообразнее было бы взять отчетливые признаки и, пользуясь ими, дать один раз определение того или иного рода.[1]

В систематическом обзоре автор дает описание 179 видов деревьев, кустарников и деревянистых лиан о. Сахалина, принадлежащих к 79 родам и 39 семействам. Для каждого вида приводится его ареал в пределах территории острова с указанием географической широты и населенных пунктов, дается экологическая характеристика вида, приуроченность его к тому или иному горному поясу, описывается габитус, растения, его взаимоотношения с другими компонентами насаждения, отмечаются размеры растений, их высота и толщина. Все эти данные имеют существенное значение для ознакомления с древесной флорой Сахалина. Особенно же ценно то, что автор книги сам проводил в природе наблюдения, обмеры и описания растений.

Касаясь описания отдельных видов, необходимо отметить интересное критическое рассмотрение сахалинских бамбуков. А. И. Толмачев приводит обзор только тех форм курильского бамбука, в реальности произрастания которых на острове он убедился на основании изучения гербарных образцов и наблюдений в природе. Очень интересны также описанные им местные формы сахалинских ив, среди которых выделяются *Salix yezoënsis* Kim., *S. hultenii* Flod. и др. Интересны также сахалинские виды *Ribes*. Автор приводит шесть видов сахалинской смородины, имеющих съедобные, богатые витаминами ягоды.

Весь второй раздел книги написан обстоятельно и с большим знанием материала. Имеются, однако, и некоторые, легко исправимые в будущем издании недостатки. Следовало бы более полно охарактеризовать такие местные роды, как *Chosenia*, *Maackia*; так же скупо описана шелковица (*Morus*). На стр 80 автор произвольно вводит новое название рода «березка» для обозначения кустарниковых видов березы. На стр. 83, характеризуя ольху шерстистую, он пишет: «Дерево с хорошо развитым, иногда разветвленным в верхней части стволом». Но у любого дерева образуется крона, т. е. разветвленная часть ствола. На стр. 106 также неудачное выражение: «Соцветия при плодах поникающие»

Фотографии автора, помещенные в книге, имеют большую ценность; они дают представление не только о габитусе древесных растений в условиях естественного ареала, но также и о ландшафте этого малоизвестного уголка нашей Родины. Вместе с тем было бы крайне желательно во втором издании дать рисунки и фотографии отдельных листьев, почек, побегов, цветков, семян и плодов — особенно для редких видов и форм, а также карту острова.

В целом нужно признать, что издание книги А. И. Толмачева было своевременным и необходимым.

Ф. Л. Щепотьев.

Украинский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства и агролесомелиорации,
Харьков.

(Получено 10 VII 1958).

---

[1] Это указание рецензента является спорным. (*Редакция*).

ИСТОРИЯ НАУКИ

АНАЛИЗ ГЕРБАРИЯ ИОГАННА И ГЕОРГА ФОРСТЕРОВ, ХРАНЯЩЕГОСЯ В МОСКОВСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

В числе реликвий Московского государственного университета (МГУ) имеется гербарий И. и Г. Форстеров. Этим гербарием заинтересовался Вильнюсский государственный университет в связи с участием Георга Форстера в событиях Великой французской революции, а также ввиду того, что он был профессором Вильнюсского университета в 80-х годах XVIII в.

Форстеры сопровождали в качестве натуралистов капитана Джемса Кука в его втором плавании к Южному полюсу в 1772—1775 гг., совершенном по заданию Лондонского адмиралтейства, в поисках несуществующей Terra Incognita Australis.

Иоганн-Рейнгольд Форстер (1729—1798) был ученейшим человеком своего времени, полиглотом, в совершенстве владевшим 17 языками, автором труда «Флора Восточной Пруссии». В момент приглашения его Адмиралтейством он был профессором Варрингтонского университета. Иоганн Форстер был приглашен в Россию Екатериной II, но не ужился здесь. В последние годы своей жизни он был профессором в Галле, где и умер.

Сын его, Георг Форстер (1754—1794), всю свою короткую жизнь посвятил научной деятельности: он был профессором в Касселе, а в 1784 г. — профессором в Вильно. Им была переведена в 1767 г. с русского на английский статья М. В. Ломоносова «Краткий Российский летописец». В 1788 г. ему была предложена профессура в Майнце; в 1792 г., будучи сторонником якобинцев, он становится членом правительства первой демократической республики в Германии (в Майнце). С падением Майнца Георг Форстер бежал в Париж и в 1794 г. погиб на эшафоте в период термидора.

Из новейших трудов о Форстерах наиболее обстоятельной является работа американского исследователя Меррила (E. D. Merrill), опубликованная в «Chronica botanica» (1954, vol. 14, № 5/6).

Нами была поставлена задача произвести анализ гербария И. и Г. Форстеров с целью установления его подлинности и, следовательно, научной ценности.

М. И. Назаров об этом гербарии в статье «Травохранилище Московского университета и его гербарные источники по русским и иностранным флорам» (Изв. Главн. бот. сада РСФСР, т. 25, вып. 3, Л., 1926—1927) пишет: «Forsteri Herbarium Australe. 4 тома коллекций Форстера, спутника Кука в кругосветном путешествии и заведующего Виленским ботаническим садом (ум. в 1794 г.). Содержит 300—400 растений, из которых до 50% папоротники».

Гербарий был собран в конце 1773 и в конце 1774 гг., когда корабль Кука «Resolution» дважды возвращался к островам Океании. Форстерами было собрано более 1500 видов. Часть гербария не сохранилась. Меррил указывает, что некоторое количество листов очевидно погибло в 1943 г. в Берлине (во время бомбежки), частично же они, будучи пересланы Британским музеем в Ливерпуль, погибли, вследствие небрежного хранения, от насекомых и сырости.

Часть гербария, попавшая в Москву, по свидетельству рукописных записей М. И. Назарова, была вывезена ботаником Г. Ф. Гофманом из Германии. В 1840 г. этот гербарий поступил в Московский университет из упраздненной Московской медико-хирургической академии. Он состоял из 200 листов в 4 пачках, заключенных в картонные футляры. Один из футляров ныне содержит материалы, не относящиеся к гербарию Форстеров. Каждое растение хранится в 2 листах: один из них из тряпичной розовой бумаги (видимо, позднейшего происхождения; формат ее 36.5×23 см) и другой — из светлой (размером 33×21 см). Светлая бумага тонкая, с надписью коллектора, с ясными водяными знаками: на одной половине ее находятся буквы H. G, S, T, на другой — вензель, состоящий из буквы R, вписанной в более крупную букву G; в правом углу вензеля стоит арабская цифра 3. Над вензелем находится корона, увенчанная крестом; внутри короны такой же трехконечный округлый крест. Длина вензеля 8 см, ширина 3 см. Можно думать, что эта бумага с вензелем короля Георга III была заказана специально для экспедиции Кука.

Растения собраны тщательно и умело, по возможности с цветками и плодами, но в крайне ограниченных количествах, что объясняется трудностями путешествия. Надписи сделаны по-латыни мелким, не очень разборчивым, но одним и тем же почерком, без дат и других подробностей. В нескольких листах сохранились этикетки коллектора, написанные тою же рукой, что и надписи на листах, в виде исключения с указанием местонахождения: так, на одной этикетке написано: «*Avena filiformis* ex Pascali Insula», а на другой — «*Avena filiformis* Noua Zeelan». В этикетки вдеты растения.

Наша работа сводилась к расшифровке гербария и к поискам литературы. В научной библиотеке МГУ удалось найти редчайшие издания — труды самих Форстеров: 1) Characteres generum plantarum, quas in itinere ad insulas maris australis collegerunt descripserunt, delinearunt. Annis 1772—1775. Joannes Reinoldus Forster. . . et Georgius Forster. Londoni, 1776; книга была издана через год после окончания путешествия; 2) Georgii Forster. De plantis esculentis insularum oceani australis commentatio botanica. . . Berolini, 1786; 3) Florula insularum australium prodromus autore Georgio Forster. Cottingae. . ., 1786.

Из других трудов Форстеров необходимо упомянуть: 1) дневник Г. Форстера, опубликованный им в 1777 г. в Лондоне без согласования с Адмиралтейством; автор сообщает сведения, касающиеся осложнений во взаимоотношениях с жителями островов Океании, которые Адмиралтейство предпочитало замалчивать; это и было причиной всех инсинуаций в адрес Форстеров и, как выражается Меррил, вызвало аварию ботанического будущего Г. Форстера; 2) дневник, опубликованный совместно с Куком в 1778 г. (один из дневников также имеется в научной библиотеке МГУ как в подлиннике, так и в переводе того времени); 3) G. Forster. Icones plantarum in itiner ad insulas maris australis collectarum. . .», — один том атласа, задуманного в двух томах с 131 таблицей и оставшегося незаконченным: единственный (?) экземпляр его попал в Петербургский ботанический сад (по свидетельству «Acta Horti Petropolis», 1886 г.) и он хранится в библиотеке Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

После сверки картотеки гербария с трудами Форстеров, мы решили ограничиться исследованием гербарного материала, опубликованного в книге Форстеров «Characters generum plantarum. . .», так как перечень растений в этой книге полностью совпадает с нашим гербарием.

В 1772—1774 гг. Куком были открыты о-ва Общества (Товарищества), о. Новая Каледония и о. Норфолк. Форстеры были первыми учеными натуралистами, ступившими на их берега. Один день корабль пробыл на о. Пасхи.

Гербарий содержит 42 листа с папоротниками и 145 с цветковыми растениями, преимущественно древесными; из 48 видов в 3-й пачке 10 не были определены и 38 собраны после 1774 г., т. е. уже не на о-вах Океании.

При ознакомлении с работой «Characteres generum plantarum. . .», заключающей описания 73 родов и 91 вида, иллюстрированные прекрасными гравюрами с авторских рисунков, мы убедились, что в нашем гербарии из них имеется 45 родов с 51 видом. В «Index Kewensis» все роды и виды из этого труда Форстеров носят их имя. Растения, не попавшие в перечень «Characteres generum plantarum. . .», перечисляются Г. Форстером в «Prodromus». Всего приведено 92 вида цветковых. Согласно Христенсену, из 42 видов папоротников авторство сохранилось только за 8 видами, остальные вновь обработаны разными исследователями (Christensen, R. Braun, Hoffman и др.).

28 родов, описанных в «Characters generum plantarum. . .», в нашем гербарии отсутствуют, но имеются основные тропические семейства о-вов Океании, исключая *Proteaceae*. Приводим места сборов и количества собранных Форстерами видов из числа имеющихся у нас: 1) Новая Зеландия — 87 видов; 2) Новая Каледония — 18; 3) Новые Гебриды (о-ва Танна, Намока, Малликоло) — 22; 4) о-ва Общества — 73; 5) Маркизские острова — 2; 6) о. Пасхи — 2; 7) о-ва Дружбы (о. Тонгатабу) — 7; 8) о. Норфолк — 1 вид. Последовательность указанных географических пунктов в точности соответствует маршруту корабля Кука.

Факсимиле Форстера-сына, поступившее в Британский музей из Новой Зеландии, приводится Меррилом в «Chronica botanica», — это фотография рисунка растения с текстом, написанным Г. Форстером. Хотя сделанная им надпись «Hydrocotyle moschata, II. Austr. p. 22 p. 135» имеет весьма ограниченное количество знаков, но мы берем на себя смелость утверждать, что текст под рисунком имеет большое сходство с надписями на листах и этикетках нашего гербария: совершенно сходны буквы H, s, r, d, t, I. Отсюда представляется наиболее вероятным, что надписи на листах московского гербария Форстеров сделаны рукою Георгия Форстера.

Из числа всех имеющихся у нас растений мы приводим лишь несколько: 1) *Aleurites triloba* J. R. et G. Forst. Ch. G. III, t. 56. Ins. Soc.; 2) *Apoteca ternata* Forst. Ch. Gen. 131, t. 66. N. Kal.=*Pometia ternata* Forst.; 3) *Blackburnia pinnata* Forst. Ch. G. II., t. 6. Norfolk Ins., desert.; 4) *Crossostylis biflora* J. R. et G. Forst. Ch. G. 87, t. 44. N. Kaled.; 5) *Euryandra scandens* Forst. Ch. G. 81., t. 41, N. Kaled.; 6) *Melodinus scandens*

J. R. et G. Forst. Ch. G. 37, t. 19. N. Kaled.; 7) *Phormium tenax* J. R. et G. Forst. Ch. G. 47., t. 24. N. Zeel.

Мы полагаем, что все изложенные нами сведения доказывают несомненную подлинность гербария Форстеров. Споры о том, являются ли растения этого гербария типами или голотипами, кажутся нам схоластическими. Важен самый факт существования прекрасно сохранившегося и совершенно неизвестного зарубежным исследователям гербария Форстеров. Мы же берем на себя лишь скромную задачу оповестить широкие круги ботаников о местопребывании гербария Форстеров, хранящегося в Гербарии Московского государственного университета и представляющего собою исключительную научную ценность.

**Московский государственный
университет
им. М. В. Ломоносова.**

Н. С. Митрофанова.

(Получено 17 XII 1957).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

С. Ю. Липшиц и П. А. Баранов

СЕМИДЕСЯТИЛЕТИЕ НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА КОМАРНИЦКОГО

В планомерном развитии науки и культуры существенную роль, молчаливо всеми признаваемую, но нередко слабо отмечаемую и недостаточно оцениваемую, играют учителя новой поросли научных и культурных деятелей. На плечи этих воспитателей будущих поколений ученых и работников культуры ложится ответственный, сложный труд приобщить к науке молодежь, переступающую порог высшей школы. На них падает задача заинтересовать молодое, жаждущее знаний, поколение величием науки, ее главными достижениями и вечно поступательным движением. Им приходится знакомить студенчество с традициями, методами и неисчерпаемыми сокровищами науки, накопленными в многовековой работе как выдающихся ученых, так и скромных тружеников. Наконец, этим воспитателям предстоит ответственная задача отселектировать из массы «проходящих через их руки» молодых людей тех, которые зарекомендовали себя как наиболее перспективные для научно-исследовательской деятельности, и бережно направить их первые шаги в науке.

К числу таких достойнейших отечественных преподавателей ботаники в высшей школе, скромно, но исключительно честно в течение долгих лет выполняющих «веление долга», принадлежит московский натуралист Николай Александрович Комарницкий, видный специалист по низшим растениям, морфолог растений, историк науки, семидесятилетие со дня рождения которого исполнилось 10 октября 1958 г.

Н. А. Комарницкий родился 10 октября 1888 г. в городе Лихвине Калужской губернии (ныне г. Чекалин Тульской области) в семье педагога. Среднее образование он получил в Смоленской классической мужской гимназии, которую окончил в 1907 г. Высшее образование Н. А. завершил на Естественном отделении Физико-математического факультета Московского университета; в 1914 г. он получил выпускное свидетельство по специальности «морфология и систематика растений», а в 1916 г. — диплом первой степени.

Славные ботанические традиции Московского университета, две мощные ботанические научные школы, сложившиеся в его стенах, — морфологическая, по имени своего основателя именуемая Горожанкинской, и физиологическая Тимирязевская, — равно как и огромная эрудиция, присущая непосредственным учителям Николая Александровича — М. И. Голенкину и Л. И. Курсанову, оказали большое влияние на формирование молодого студента-ботаника. Именно все это способствовало тому, что из Н. А. выработался ботаник широкого кругозора — ботаник-энциклопедист. При этом характернейшей чертой его энциклопедизма является глубина и фундаментальность аккумулированных им знаний; Н. А. питает органическое отвращение к поверхностности, ко всякому верхоглядству. Круг товарищей-сверстников и друзей, многие из которых впоследствии выкристаллизировались в известных специалистов-ботаников, также содействовал углублению преданности Н. А. интересам ботаники и приобретению им знаний. Из лиц, связанных с Н. А. со студенческих лет, можно упомянуть Б. М. Козо-Полянского (с которым Н. А. сохранил близкую научную связь до последних дней его жизни), А. В. Благовещенского, А. Е. Жадовского, Н. Н. Киселева, К. Е. Мурашкинского, В. Ф. Раздорского и др. Пишущие эти строки счастливы и гордятся своей многолетней, ничем не омраченной дружбой с Н. А.

Отличительными чертами ведущих московских ботаников периода учения Н. А. были: 1) широкая общебиологическая эрудиция, превосходное знание мировой и русской ботанической литературы, критически осваиваемой и перерабатываемой; 2) совмещение этих знаний, почерпнутых из литературы, с целеустремленной экспериментальной и камеральной работой; 3) верность основному направлению московской морфологической школы — исследованию онтогенеза низших и высших растений с эволюционной точки зрения как основы для филогенетических обобщений; 4) высокая культура в преподавании всех разделов ботаники; интерес к разработке научной методики и к созданию образцовых по качеству учебников и сводок для высших учебных заведений, руководств, которыми в то время отечественная литература была крайне бедна; 5) гармоническое сочетание кабинетной работы с полевой; оно выражалось в постоянном общении с природой, в специальных научных ботанических экскурсиях и экспедициях; 6) энергичное участие в общественной жизни, в частности в деятельности московских научных обществ — Испытателей природы, Любителей естествознания, антропологии и этнографии, а впоследствии в работе Московского отделения Русского ботанического общества.

Все эти характерные для московских ботаников черты перешли по закону наследования к Н. А.

С Московским университетом Н. А. тесно связан со студенческих лет до настоящего времени. Здесь под руководством Л. И. Курсанова он выполнил свою первую научную работу «Об образовании спор у *Verpa bohemica* (Krombh.) Schröt., касавшуюся изучения истории развития сумки у аскомицетов и опубликованную в 1914 г. в журнале «Annales mycologici». В Москве в 1916—1918 гг. он подготовлялся к профессорской деятельности на Кафедре ботаники у проф. М. И. Голенкина, а позднее (в 1918—1921 гг.) состоял ассистентом Кафедры ботаники Медицинского факультета. Здесь, с момента организации после Великой Октябрьской социалистической революции в 1918 г. специальной Кафедры низших растений (которую возглавил Л. И. Курсанов), Н. А. неизменно принимает самое деятельное участие в ее работе. Так, в 1921—1932 гг. он состоит ассистентом этой кафедры, а с 1932 г. по настоящее время работает на ней доцентом. После смерти Л. И. Курсанова, последовавшей в 1955 г., Н. А. длительное время исполнял обязанности заведующего Кафедрой низших растений, которой отдал много сил и энергии.

Деятельность Н. А. на кафедре конспективно может быть суммирована так: 1) он читал ряд самостоятельных курсов (Низшие растения, Микология, Лихенология, Морфология растений и др.); 2) руководил практическими занятиями со студентами и Большим практикумом по низшим растениям (последним — совместно с Л. И. Курсановым); 3) консультировал и руководил рядом специальных аспирантских исследований, многие из которых были защищены как кандидатские и докторские диссертации; 4) он проводил многочисленные студенческие экскурсии по изучению низших растений, совершенные преимущественно в Подмосковье; 5) принимал активное участие или являлся инициатором создания серии учебников и сводок по ботанике и, в частности, по низшим растениям; учебные пособия были написаны Н. А. в содружестве с рядом других московских ученых (М. И. Голенкиным, Л. И. Курсановым, К. И. Мейером и др.); большой труд вложен Н. А. в редактирование этих учебников; 6) Н. А. много сделал в части оснащения кафедры учебными пособиями (коллекциями, таблицами, фиксированным материалом для практических занятий, препаратами и т. д.).

Без всякого преувеличения можно и должно сказать, что в лице Н. А. Комарницкого мы имеем одного из наиболее образованных советских ботаников, широкая эрудиция которого во всех разделах нашей науки (свойство, в настоящее время сильно атрофированное) позволяет ему легко и свободно читать ответственные курсы по разным областям ботаники. При этом курсы эти касаются не только сферы низших, но и высших растений (например, морфологии, анатомии и даже систематики). Его обширные знания дают ему возможность также давать авторитетные консультации и рецензии по многим вопросам ботаники.

Лекции, читаемые Н. А., отличаются глубоким содержанием. Они всегда насыщены обильными, строго проверенными фактами, прочно вошедшими в ботанику, строго установленными и отселектированными в ходе развития и становления науки. Факты, преподносимые им слушателям, логически связаны друг с другом в гармоничное целое и освещены теоретическими обобщениями, выдержавшими испытание времени, а не носящими эфемерный или модный характер. Лекции, равно как и литературные работы Н. А., лишены всякой «пухлости» или «водянистости», они могут с первого взгляда казаться даже несколько суховатыми. Но таков стиль автора, выработавшийся, как мы полагаем, в процессе долголетней работы Н. А. над составлением статей для энциклопедий; стиль этот предельно точный, телеграфно краткий. Вместе с тем, Н. А. никогда не читает лекции по раз навсегда выработанным шаблонам; они постоянно перерабатываются и обновляются на основе новых данных, почерпнутых из оригинальных исследований отечественных и зарубежных ученых, за публикациями которых Н. А. регулярно следит.

Многочисленны ученики Н. А. Комарницкого, слушавшие его лекции или проходившие у него практику, выполнившие под его руководством специальные исследования (тема которых нередко подсказана самим руководителем), а также усвоившие «основы» ряда разделов ботаники по написанным им учебникам. Несколько поколений естественников, медиков, агрономов и педагогов «прошли через его руки» как в Московском университете, так и в других высших учебных заведениях, в которых преподавал Н. А. Среди учеников Н. А., рассеянных по различным городам и районам СССР, насчитывается множество кандидатов и докторов биологических и сельскохозяйственных наук, преподавателей и профессоров, научных работников институтов, лабораторий, опытных станций. Многие его ученики успешно работают агрономами, фитопатологами, микробиологами и т. п. В подготовке кадров советских специалистов по низшим растениям, число которых по сравнению с потребностью страны все еще крайне недостаточно, роль Н. А. весьма существенна.

Наряду с Московским университетом, долгие годы ботанико-педагогическая деятельность Н. А. протекала в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (ТСХА, ранее Московский сельскохозяйственный институт) — высшем сельскохозяйственном учебном заведении, овеянном славой дорогих имен К. А. Тимирязева, Н. И. Железнова, В. Р. Вильямса, Д. Н. Прянишникова, И. А. Каблукова, Н. И. Вавилова и многих других. Работать в ТСХА Николая Александровича пригласил в 1915 г. проф. С. И. Ростовцев, который тогда заведовал там Кафедрой ботаники. До 1930 г. Н. А. состоял ассистентом этой кафедры; позднее, в 1931—1933 гг., он возглавлял Кафедру ботаники Московского садово-огородного института, выделенного в период неудачного «разукрупнения» Академии из ее состава. Во время своей работы в ТСХА Н. А. всеми средствами стремился привить будущим агрономам любовь к ботанике и показать им необходимость серьезного изучения ее, как одной из главнейших теоретических основ их будущей деятельности на широких просторах родной страны.

В 1935—1941 гг. Н. А. состоял преподавателем Московского областного педагогического института, в котором организовал ботаническую лабораторию и читал курсы морфологии, анатомии и систематики растений.

Из учебных пособий, в написании которых принимал участие Н. А. и которые сыграли видную роль не только в ботаническом образовании студенчества, но и в повышении квалификации начинающих научных работников и преподавателей, отметим лишь некоторые. На первом месте необходимо указать известный коллективный «Курс ботаники». Он выдержал 6 изданий. Из них первые 3 издания, вышедшие в 1935, 1936 и 1937 гг., появились в свет в одном томе. Начиная с 4-го издания курс этот выходил в двух томах (4-е изд., 1940; 5-е изд., 1950; 6-е изд., 1958). Последнее издание, первый том которого недавно появился в свет, отредактировано, за смертью Л. И. Курсанова, единолично Н. А. Комарницким, внесшим в курс много исправлений и очистившим текст от ряда догматических ошибочных положений, попавших в 5-е издание. Перу Н. А. в этом «Курсе ботаники» принадлежит большой раздел «Морфология растений». Это одна из немногочисленных имеющихся на русском языке сводок по вопросам эволюционной морфологии. Она построена в филогенетическом разрезе с акцентом на явления метаморфоза и содержит строго продуманную четкую характеристику основных органов растения. Было бы весьма желательно, при бедности нашей литературы по этим вопросам, увидеть этот раздел расширенным и изданным в виде отдельного курса «Морфология растений».

На втором месте из учебников, в написании которых участвовал Н. А., надо поставить «Курс низших растений» (1-е изд., 1933; 2-е изд., 1937; 3-е изд., 1945). В этом курсе Н. А. написал раздел о лишайниках и некоторых группах базидиальных грибов. Он принимал также большое участие в редактировании всей книги.

Н. А. сильно переработал и опубликовал со значительными дополнениями «Практикум по анатомии растений» С. И. Ростовцева (1-е изд., 1923; 2-е изд., 1941).

Загруженный педагогической и литературной работой, Н. А. не имел достаточно досуга для собственной научно-исследовательской деятельности.

В течение долгих лет он изучает лишайники средней полосы европейской части СССР и подготавливает составление их определителя, многие части которого уже написаны.

С конца 20-х годов до последнего времени Н. А. усиленно работал как автор и редактор в энциклопедиях (в «Большой» и «Малой» советских энциклопедиях, в «Сельскохозяйственной» и «Медицинской»). Им написано около 2000 статей и заметок для этих изданий (особенно много для «Большой советской энциклопедии»), в подавляющем большинстве не подписанных. Эти статьи относятся к различным разделам ботаники (низшие и высшие растения, морфология, ботаническая персоналия, история ботаники и др.). Некоторые из них носят монографический характер. Из наиболее крупных статей Н. А., помещенных в «Большой советской энциклопедии», отметим: «Лишайники» (т. 37, 1938), «Метаморфоз у растений» (т. 39, 1938), «Морфология растений» (т. 40, 1938), «Оплодотворение у растений» (т. 43, 1939), «Опыление» (т. 43, 1939), «Пестик» (т. 45, 1940), «Плод» (т. 45, 1940), «Побег» (т. 45, 1940), «Половые клетки растений» (т. 46, 1940), «Половые органы растений» (т. 46, 1940), «Почка» (т. 46, 1940), «Растение» (т. 48, 1941) — здесь дана прекрасная характеристика растения и приведена интересная параллель между особенностями растения и животного, «Редукция у растений» (т. 48, 1941), «Самоопыление», (т. 50, 1944), «Соцветие» (т. 52, 1947), «Трюфели» (т. 55, 1947) и многие другие.

Высокое качество статей по ботанике в 1-м изд. «Большой советской энциклопедии», единогласно признаваемое, является заслугой Н. А., на плечи которого лег огромный труд по редактированию почти всего обширного ботанического материала, вошедшего в это капитальное издание. Один из авторов настоящей статьи (С. Ю. Липшиц), лично хорошо знакомый с деятельностью Н. А. Комарницкого как редактора Отдела ботаники БСЭ, был свидетелем того, как строго подходил он к своей работе, сколько существенных исправлений и дополнений внесено им во многие статьи; некоторые же из них фактически были написаны им заново.

Н. А. много внимания, особенно в последние годы, уделил вопросам истории ботаники в нашей стране. По его инициативе и под его редакцией вышел большой сборник, составленный коллективом авторов, — «Очерки по истории русской ботаники» (1947), первый опыт в этом направлении. В книге помещено обширное исследование Н. А. по истории морфологии в России—СССР. Во вводной статье к сборнику Н. А. сжато, но выпукло обрисовал главнейшие открытия русских ученых, обогатившие ботанику.

Интересны также сводные статьи Н. А., касающиеся развития ботаники в СССР, — «Ботаника» (БСЭ, 1-е изд., т. СССР, 1947) и «Очерк истории изучения низших растений в России и СССР» (1948), содержащие обширный фактический материал; статьи эти имеют большую справочную ценность.

Ряд публикаций Н. А. посвящен обзору жизни и научной деятельности видных отечественных ботаников — А. А. Еленкина, Л. И. Курсанова, В. А. Траншеля, С. И. Ростовцева и др.

Н. А. принимал постоянное участие в составлении биографо-библиографического словаря «Русские ботаники (Ботаники России—СССР)». В четырех опубликованных томах этого издания им написана серия статей (С. Н. Виноградский, Н. И. Железнов и др.).

Нельзя также не отметить энергичной деятельности Н. А. в московских научных обществах. Особенно близкое участие он принимает в работах Московского общества испытателей природы (МОИП). Много лет он состоял членом Совета общества, заместителем председателя Ботанической секции, членом редакционной коллегии «Бюллетеня Московского общества испытателей природы, Отдел биологии». В годы войны он активно работал в созданной при обществе комиссии «Наука на службе обороны родины», а также по ликвидации ущерба, нанесенного обществу взрывной волной фашистской бомбы, упавшей вблизи помещения, занимаемого МОИП.

Помимо Московского общества испытателей природы (членом которого он состоит с 1917 г.), Н. А. является одним из старейших действительных членов Всесоюзного ботанического общества (избран в 1916 г.). Кроме того, он действительный член Немецкого ботанического общества (с 1923 г.).

Именем Н. А. названо цветковое растение *Saussurea komarnitzkii* Lipsch., описанное по образцам, собранным в Китае.

Список главнейших работ Н. А. (до 1950 г.) помещен в книге: С. Ю. Липшиц. Русские ботаники (Ботаники России—СССР), т. IV, М., 1952 : 286—287.

В заключение нашего краткого очерка скажем несколько слов о Н. А. как человеке. Отличительными чертами морального его облика являются высокая культура, глубокая принципиальность, большой гуманизм при исключительной скромности и бескорыстии, все те черты, которые свойственны подлинным ученым.

Вспоминаются суровые, тяжелые годы войны, зима 1941 г., когда фашистские орды подошли к Москве. Этот ответственный серьезнейший момент «обнажил» подлинное лицо некоторых людей. В те дни Н. А. показал пример настоящего ученого и человека. Большой патриот, тяжело переживавший испытания, выпавшие на долю нашего отечества, он глубоко верил в правое дело, за которое, истекая кровью, боролся народ, он был убежден, что фашисты будут отброшены и уничтожены. Во всех своих поступках он был примером стойкости, подлинной любви к Родине; Н. А. заставлял подтягиваться падающих духом.

В то суровое время Николаю Александровичу, наряду с некоторыми другими лицами, принадлежала инициатива в организации научных заседаний с докладами, показывающими величие русской науки. Заседания устраивались, из-за налетов вражеских самолетов, днем и привлекали почти все наличные научные силы Москвы. Эти заседания наглядно свидетельствовали о величии и несгибаемости науки нашей страны; они подымали веру в скорую победу над врагом.

Свое 70-летие Н. А. Комарницкий встречает полный бодрости и духовных сил. Пожелаем ему сохранить на долгие годы эти качества. Пожелаем ему еще много служить горячо им любимой Родине, вносить свою лепту в любимую им науку, в дело подготовки новых специалистов-ботаников, столь необходимых нашей стране.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 X 1958).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

К ИСТОРИИ ПХЕНЬЯНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

15 августа 1958 г. исполнилось 13 лет со дня освобождения Кореи войсками Советской армии, положившего начало национальному возрождению страны. Окончились многие годы японского господства, когда не только учиться, но даже и говорить было запрещено на родном языке. Вырвавшийся из многовековой неволи народ Корейской Народно-Демократической Республики (КНДР) с воодушевлением и упорством принялся за строительство новой жизни. Необычайно быстро восстанавливаются разрушенные города. Наряду с восстановлением старых, воздвигаются новые здания, более совершенного типа. Города украшаются садами. Усиленно идет насаждение декоративных растений. Восстановлен и расширен на горе Моранбон знаменитый парк города Пхеньяна. Это любимое место прогулок жителей столицы республики. Неразрывным целым с моранбонским народным парком является Ботанический сад, принадлежащий Пхеньянскому университету, носящему имя вождя корейского народа Ким Ир Сена.

При японцах Моранбон был владением частных торговцев. Здесь находились их дома с фруктовыми и декоративными садами. Только в 1948 г. Городской комитет Трудовой партии Кореи основал здесь Пхеньянский ботанический сад. Площадь сада равнялась примерно 2.5 га.

В 1950 г. сад перешел в ведение университета. Его директором был назначен заведующий Кафедрой ботаники Ли Сон Хен. В саду было 130 видов растений. Это были главным образом саговниковые, лавровые, норичниковые, орхидные, цитрусовые и другие растения — всего 8000 экземпляров.

Работники Ботанического сада принимали все меры для увеличения количества растений. В этом деле они встречали горячую поддержку со стороны как населения, так и управления города. Однако эта работа протекала в очень трудных условиях, и часто достигнутые результаты сводились к нулю. Дело в том, что корейскому народу в 1950 г. снова пришлось начать освободительную войну против оккупантов. Много раз подвергался бомбардировкам Пхеньян, в черте которого находился и Ботанический сад. Варварские воздушные налеты на город наносили огромные разрушения Ботаническому саду. Так, в 1950 г. при очередном налете вражеской авиации была сброшена бомба и на его территорию. Оранжерея была разбита, большинство растений погибло. В августе 1950 г. в западную часть сада попала бомба, разрушившая здание, где помещались канцелярия и рабочие.

В 1950 г. директор Ботанического сада Ли Сон Хен перенес наиболее ценные растения в свой дом, который находился за городом. Однако, сохранив растения от бомбардировок, он их не вернул в Ботанический сад, а в том же году передал в руки временно занявших город оккупантов. Так были навсегда потеряны лучшие растения сада.

5 января 1951 г. воины освободительной Народной Армии КНДР вновь вступили в столицу республики Пхеньян. Директором Ботанического сада был назначен Син Хен Сон, который снова взялся за его восстановление. Все здания и оранжереи оказались разрушенными оккупантами. Осталось только 30 экземпляров горшечных культур. Под непрекращающимися обстрелами и бомбардировками работники сада энергично взялись за его восстановление. Пхеньян бомбили с воздуха каждую ночь. Весной 1951 г. на территорию сада упало еще 9 бомб, сброшенных американскими летчиками. Этими бомбами Ботанический сад был разрушен полностью.

После этого восстановительные работы на территории сада начались только в июне 1953 г. по инициативе университета. Директором сада был теперь назначен Хан Ион Фен. Были организованы субботники по восстановлению сада, в которых принимали участие студенты всех факультетов университета.

Для пополнения сада собирались растения не только с территории КНДР; часть растений выписывалась из Китая. Семена некоторых растений были подарены китайскими воинами. Семена каучконосов были привезены из Индии.

Благодаря самоотверженному труду и братской помощи других народов к 1955 г. Ботанический сад уже имел на своей территории представителей следующих семейств и видов растений: ***Aceraceae*** — *Acer negundo* L., *A. opulifolium* Vill.; ***Amaryllidaceae*** — *Amaryllis belladonna* L., *Agave americana* L., *Narcissus poeticus* L., *Zephyranthes candida* Herb.; ***Anacardiaceae*** — *Rhus japonica* Buch.-Ham. ex D. Don; ***Apocynaceae*** — *Nerium oleander* L.; ***Araliaceae*** — *Fatsia japonica* Decor. et Planch.; ***Asparagaceae*** — *Asparagus pygmaeus* M. E. Jones; ***Begoniaceae*** — *Begonia semperflorens* Lk. et Otto; ***Betulaceae*** — *Betula latifolia*, Tausch., *Carpinus laxiflora* Blume; ***Bignoniaceae*** — *Catalpa ovata* G. Don; ***Buxaceae*** — *Buxus koreana* Nakai; ***Cactaceae*** — *Cereus flagelliformis* Mill., *Epiphyllum truncatum* Haw., *Opuntia brasiliensis* Haw., *O. elongata* Haw., *O. leucotricha* DC., *O. salmiana* Parm., *O. scheerii* Web., *O. tuna* Mill., *O. vulgaris* Mill.; ***Cannaceae*** — *Canna indica* L.; ***Caprifoliaceae*** — *Viburnum opulus* L., *Weigela hortensis* C. A. M.; ***Celastraceae*** — *Euonymus japonicus* L.; ***Cesalpiniaceae*** — *Amorpha fruticosa* L., *Cercis chinensis* Rgl.: ***Commelinaceae*** — *Tradescantia canaliculata* Rafin.; ***Crassulaceae*** — *Sedum alboroseum* Baker; ***Ericaceae*** — *Rhododendron flavum* G. Don; ***Fagaceae*** — *Quercus suber* L.; ***Iridaceae*** — *Gladiolus imbricatus* L.; ***Juglandaceae*** — *Juglans mandshurica* Maxim.; ***Labiatae*** — *Salvia splendens* Ker.Gawl. Sellov. ex Nees, *Mentha haplocalyx* Briq.; ***Liliaceae*** — *Jucca aloifolia* L., *J. gloriosa* L., *J. filamentosa* L., *J. recurvifolia* Salisb., *Rohdea japonica* Roth (var. *marginata* hort.); ***Lauraceae*** — *Laurus nobilis* L.; ***Magnoliaceae*** — *Magnolia grandiflora* L.; ***Malvaceae*** — *Hibiscus syriacus* L.; ***Mimosaceae*** — *Albizzia julibrissin* Durazz.; ***Moraceae*** — *Ficus carica* L., *F. elastica* Roxb.; ***Musaceae*** — *Musa basjoo* Siebold; ***Oenoteraceae*** — *Fuchsia hybrida* hort. ex Vilmorin; ***Oleaceae*** — *Syringa dilatata* Nakai, *S. palibiniana* Nakai, *Ligustrum obtusifolium* Sieb. et Zucc.; ***Palmae*** — *Trachycarpus excelsus* H. Wendl.; ***Paeoniaceae*** — *Paeonia albiflora* Pall., *P. obovata* Maxim., *P. suffruticosa* Andr.; ***Pinaceae*** — *Abies holophylla* Maxim., *Biota orientalis* Endl., *Pinus densiflora*, Sieb. et Zucc., *P. koraiensis* Sieb. et Zucc.; ***Platanaceae*** — *Platanus orientalis* L., *P. occidentalis* L.; ***Polygonaceae*** — *Rheum undulatum* L.; ***Portulacaceae*** — *Portulaca grandiflora* Hook.; ***Punicaceae*** — *Punica granatum* L.; ***Rosaceae*** — *Prunus leveilleana* Koehne, *P. persica* Stokes, *P. mandschurica* Koehne, *P. tomentosa* Thunb., *Rosa grandiflora* Lindl., *Spiraea thunbergii* Siebold ex Blume; ***Rutaceae*** — *Citrus dulcis* Pers., *C. limonium* Risso, *C. nobilis* Lour.; ***Salicaceae*** — *Salix babylonica* L. *Populus alba* L.; ***Saxifragaceae*** — *Hydrangea macrophylla* Ser., *Saxifraga irrigua* M. B.; ***Solanaceae*** — *Solanum pseudocapsicum* L.; ***Taxaceae*** — *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc.; ***Torreyaceae*** — *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc.; ***Ulmaceae*** — *Celtis koraiensis* Nakai, *Ulmus macrocarpa* Hance., *Zelkowa serrata* Makino.

На восстановление и расширение зданий Ботанического сада государством в 1950 г. было ассигновано 5 млн вон. Площадь сада и количество высаживаемых растений с каждым годом быстро увеличиваются.

Весной 1955 г. авторами этой статьи здесь была организована небольшая научная лаборатория, которая проводила исследовательскую работу по изучению имеющихся в Ботаническом саду растений. Была намечена основная проблематика работ, которые должны развиваться.

Значительным препятствием в деле дальнейшего развития Ботанического сада была ограниченность территории, обусловленная его местоположением почти в самом центре города. Поэтому в 1955 г. было решено перевести Ботанический сад на территорию, прилегающую к новому зданию университета. Здесь, на окраине города, имелись благоприятные условия для расширения территории сада и создавались большие возможности оказания помощи Ботаническому саду со стороны университета. В том же 1955 г. силами его студентов и преподавателей были посажены на площади около 1 га сотни молодых саженцев ели, сосны, многих лиственных пород. Кроме того, были высажены сотни черенков реликтового растения *Ginkgo biloba* L. Здесь же, рядом со зданием университета, в котловане, защищенном от северных ветров, было запроектировано здание оранжереи и других подсобных хозяйственных построек.

Величественное здание Пхеньянского университета будет скоро возвышаться над сплошным зеленым массивом окружающего его нового Ботанического сада.

В сборе материала для настоящей статьи большую работу проделали директор Пхеньянского ботанического сада Хан Ион Фен и ассистент университета Сон Ден Сун, за что мы им выражаем искреннюю благодарность.

И. Е. Камнев и *Р. В. Певгова.*

Ростовский государственный
медицинский институт,
Ростов-на-Дону.

(Получено 4 III 1958).

ХРОНИКА

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЛЕКАРСТВЕННЫМ И ПОЛЕЗНЫМ РАСТЕНИЯМ В НИДЕРЛАНДАХ

9—11 сентября 1957 г. в г. Вагенингене состоялась Международная конференция по лекарственным и полезным растениям. Конференция была организована Нидерландским обществом по культивированию лекарственных растений при Институте селекции садовых растений.

Организаторами и руководителями конференции были: проф. Ф. Х. Л. Ван Ос — президент Нидерландского общества по культивированию лекарственных растений, проф. О. Банга — директор Института селекции садовых растений и вице-президент общества, а также проф. Р. Хегнауэр — ученый секретарь общества. На конференцию были приглашены 60 ученых из 17 стран: Австрии, Англии, Бельгии, Болгарии, Венгрии, Германской Демократической Республики (ГДР), Канады, Индии, Италии, Норвегии, Польши, СССР, Федеративной Республики Германии (ФРГ), Франции, Чехословакии, Швейцарии, Швеции, кроме того, 20 голландских ученых.

Конференция была посвящена двум вопросам: 1) влиянию внешних факторов на содержание в растениях активных веществ (руководитель семинара проф. Н. **Флюкк**, Швейцария) и 2) химическим расам растений (руководитель семинара академик К. Мотес, ГДР).

Конференция носила творческий характер, преобладали краткие выступления дискуссионного характера, меньше было больших докладов (по первой теме было около 30 выступлений, а по второй около 20). Свои выступления участники конференции посвящали растениям, содержащим алкалоиды, эфирные масла, политерпены, кумарины, цианистые соединения.

Проф. **Флюкк** (Швейцария, Цюрих) сделал сообщение о влиянии среды на лекарственные и полезные растения. К факторам внешней среды он относит климат с его элементами, почву со всем разнообразием ее особенностей и влияние соседних растений (аллелопатия). Значению последнего фактора посвящено еще мало исследований, но уже сделанные открытия представляют существенный научный интерес. Большое значение докладчик придает и наружным травмам. Установлено, что механические и химические повреждения действуют на обмен веществ в поврежденном месте, а порой и на известном расстоянии. Пока еще нет данных о влиянии травмы на действующие вещества, но уже известно, что она увеличивает выделение из растений некоторых веществ, в частности дубильных, синильной кислоты, горчичного масла и др.

По мнению Флюкка изучение влияния одних и тех же внешних факторов в разных случаях может давать различные и даже противоположные результаты. Это зависит от особенностей самого растения (эндогенные причины) и от различий во внешних факторах (экзогенные причины). Эндогенные причины, обуславливающие различия в действующих веществах растений, связаны с особенностями химических рас, со степенью «упитанности» и фазой развития растений, а также временем дня. Относительно экзогенных причин следует сказать, что исследователи часто не учитывали всех условий и особенностей климата, почвы и других факторов, и поэтому они не получали полных и хорошо сравнимых данных. Кроме того, они по-разному сушат растения и применяют различные методы биохимического изучения растений, что тоже приводит к неодинаковым результатам.

Флюкк считает, что внешние факторы обусловливают различия в количестве действующих веществ, содержащихся в растениях, но не влияют на их качественный состав. Количество действующих веществ в результате воздействия внешней среды может изменяться от ±0 до ±50% от их общего количества, но чаще колеблется в пределах ±5 до ±25%. Близ северной границы ареала количество действующих веществ меньше.

Проф. **Г. Элзенга** (Вагенинген) посвятил свое выступление влиянию внешних факторов на содержание алкалоидов в некоторых растениях. Для получения точных данных он рекомендует изучать влияние почвенных условий на алкалоидоносность растений в вегетационных сосудах, а влияние климата — в вегетационных домиках, оборудованных специальными термическими установками. В качестве подопытных растений необходимо брать только проверенный клоновый материал. Результаты химических анализов он считает необходимым пересчитывать не на вес сухого вещества («сухой вес»), а на площадь листа и сырую клетчатку.

Элзенга сообщил, что азотные минеральные удобрения усиливают накопление в растениях алкалоидов, другие же удобрения такого действия не оказывают. Аминокислоты и амины (аргинин, орнитин, путресцин) усиливают накопление алкалоидов у красавки и дурмана, если их вводить через корень, но этого эффекта не получается, когда их наносят на листья; в последнем случае они бесполезны. Очень слабо изучено влияние ростовых веществ (гормонов) и антибиотиков на накопление алкалоидов. Тепло действует на их накопление положительно. Влияние же света бывает различным, так как среди растений есть светолюбивые и тенелюбивые. Дождь вымывает алкалоиды.

В заключение Элзенга отметил, что разные исследователи часто получают различные данные, так как условия работы и методы исследований не унифицированы.

Проф. **Е. Шрац** (Мюнстер, ФРГ) остановился на влиянии внешней среды на содержание в растениях эфирного масла. Он считает, что количество эфирного масла, которое может выработать растение, является наследственным свойством данного вида. Но в некоторых пределах колебания в содержании эфирного масла зависят и от внешних факторов. Почвенные условия почти не влияют на его содержание в растениях, однако отдельные удобрения имеют некоторое значение. Так, азотные удобрения несколько повышают содержание эфирного масла в мяте перечной. У аптечной ромашки максимальное количество эфирного масла наблюдается при полном внесении минерального удобрения. Азотные и калийные удобрения повышают содержание эфирных масел у этого вида, а фосфорные удобрения уменьшают. Последнее было установлено и в опытах с валерианой. Микроэлементы — марганец и железо — усиливали накопление эфирного масла у мяты перечной.

Для исследования высотного фактора был поставлен опыт в Альпах на высотах от 600 до 2600 м над ур. м. Опыты проводились в шести высотных точках. Для увеличения точности опыта применялась одинаковая почва. Выяснилось, что у мяты, тимьяна, ромашки и тысячелистника максимальное образование эфирного масла было приурочено к высоте в 940 м над ур. м. Расстояние между растениями на образование эфирных масел не влияло. Однако у шалфея в загущенных посевах эфирного масла образуется больше. Замечено, что в засушливом климате у эфироносов (мята, базилик, шалфей) количество эфирномасличных железок на единицу площади листа увеличивается, а в связи с этим получается больший выход масла. Это явление может быть признано закономерным для всех растений, у которых эфирное масло содержится в эпидермальных железках. Данную закономерность автор объясняет тем,что эфирные масла, испаряясь, как бы окутывают растение, создавая особую атмосферу, понижающую транспирацию, поэтому в сухом жарком климате произрастает больше видов эфирномасличных растений и в них образуется больше эфирных масел, чем в других природных условиях. Некоторые опыты показывают, что свет также имеет определенное значение. Так, для мяты перечной (растения длинного дня) наиболее благоприятным для образования наибольшего количества железок, а тем самым и для увеличения выхода эфирного масла, явился 18-часовой день. При сокращении дня и затенении растений, в частности мяты, ромашки и некоторых других, содержание эфирного масла у них понижается. В течение суток количество эфирных масел в растениях заметно колеблется. Состав эфирных масел на протяжении онтогенеза растений также подвержен изменениям. Однако таких исследований проводилось еще мало.

Голландский ученый **О. Банга** (Вагенинген) много занимался изучением влияния внешних факторов на содержание каротина в моркови; в среднем она содержит 6—12(15) мг% каротина в пересчете на сухое вещество. В коре его больше, чем в центре корнеплода, а в верхушке корня содержание его выше, нежели в кончике. При выращивании моркови при 18°, каротина образуется больше, чем при 8°, но в последнем случае корнеплод бывает длиннее. При повышенной влажности почвы корнеплод моркови длиннее, чем при пониженной, но в последнем случае каротина содержится больше. При созревании корнеплода содержание каротина повышается.

Банга заключает, что имеются факторы, усиливающие рост корнеплода в длину, и факторы, ускоряющие его созревание (т. е. утолщение). Эти факторы оказывают то или иное влияние и на содержание каротина.

Французский ученый **Ж. Диллеман** (Париж) рассказал о химических расах видов растений, образующих синильную кислоту. На примере клевера, миндаля,льнянки и лядвенца он показал, что имеются расы более богатые и менее богатые синильной кислотой и совсем лишенные ее.

Проф. **Е. Штейнеггер** (Берн, Швейцария) остановился на химических расах алкалоидоносных лекарственных растений. В качестве примеров по диким растениям он указывает следующие: 1) у *Duboisia myoporoides*, в зависимости от произрастания в том или ином географическом пункте, главным алкалоидом бывает скополамин, гиосциамин, никотин или, наконец, норникотин; 2) у *Rauwolfia serpentina* преобладает раувольфин или аймалин; 3) у *Sedum acre* в Канаде, а еще раньше в России нашли седамин, а в Германии в нем обнаружили только седридин; 4) у *Lycopodium clavatum* из Европы содержится ликоподин, клаватин и клаватоксин, а в Канаде в нем нашли только ликоподин; 5) у *Datura stramonium* имеются некоторые расы, которые богаче других скополамином.

В качестве примеров по культурным растениям и их химическим расам, полученным искусственно путем селекции, Штейнеггер приводит хинное дерево и спорынью с повышенным содержанием алкалоидов, а также люпин с пониженным содержанием алкалоидов.

Голландский ученый **Х. Ламбертс** (Вагенинген) продолжил сообщение Е. Штейнеггера. Он поделился своими данными по люпину. Ламбертс напомнил, что культура желтого люпина в Европе началась в 1850 г., но не достигла больших размеров, так как скот его не ест. Его поедают только овцы и притом в смеси с семенами других растений. В Германии люпин скоро оценили очень высоко («золото пустыни»), так как малоплодородные земли, после его выращивания и запахивания в качестве зеленого удобрения, стали давать большие урожаи культурных растений. В 1880 г. впервые было сообщено об отравлениях люпинами. Люпиноз, как эпидемия, погубил тысячи овец, хотя до этого они поедали его в течение 30 лет без всякого ущерба. Поэтому считают, что дело в данном случае было не в алкалоидах. Однако причина люпиноза осталась невыясненной. После этого многие пытались вывести безалкалоидный люпин (Ремер, Витмак, Фрувирт, Прянишников). В 1925 г. Бауэр начал работы по изысканию безалкалоидных форм, руководствуясь принципом гомологических рядов Н. И. Вавилова. В 1927 г. его ученик Зенгбуш выяснил, что отдельные особи желтого и синего люпина очень сильно различаются по содержанию алкалоидов. В 1942 г. он опубликовал результаты своих работ. Им исследованы семена более чем у 750 тысяч растений и найдены среди них только три почти базалкалоидных (№ 8 — 0.0247%, № 80 — 0.0111%, № 102 — 0.0072%). Потомки этих растений оказались также безалкалоидными. Так появился на свет сладкий люпин. Культура его быстро распространилась, особенно в Германии и Польше. Но и теперь у овец иногда бывает люпиноз, причины которого остаются неизвестными. Обещающими оказались опыты по гибридизации горького (алкалоидного) и сладкого (малоалкалоидного) люпинов. Люпин № 102 с 1945 г. культивируется в Германии как пищевое растение. Культура его расширяется, а поэтому необходим международный контроль его семян.

Про советские работы с люпином Ламбертс не рассказал, но отметил, что в СССР тоже найдена безалкалоидная раса.

Э. Шаль (Майнц, ФРГ) сообщил данные о химических расах растений, содержащих производные терпенов. Он напомнил, что имеется три идентичных термина — «химическая раса», «физиологическая разновидность», «биохимическая форма». Химические расы не отличаются морфологически, но у некоторых из них доказано различие в числе хромосом. Установлено, что химические свойства наследственны. Полиплоидия иногда приводит к увеличению количества различных веществ, но чаще этого не бывает.

Далее докладчик привел несколько примеров, подтверждающих наличие химических рас у эфирномасличных растений, в частности у камфарного базилика, камфарного дерева, эвкалипта, тысячелистника и др.

Химические расы у глюкозидоносных растений — такова была тема выступления проф. **Ф. Х. Л. Ван Оса** (Голландия, Гронингем). Он подчеркнул, что химический состав растений, в частности глюкозидоносных, является наследственным. Среди растений можно выделить химические расы, причем различные по внешнему виду растения могут иметь одинаковый химический состав, и, напротив, внешне похожие — разный состав. Однако исследования строфанта и дигиталиса показали, что разные химические расы растений часто имеют мелкие различия анатомического характера, например по толщине эпидермиса. У растений дигиталиса разного географического происхождения наблюдаются различные соотношения в смеси глюкозидов. По мнению докладчика, различная окраска, разная пигментация цветков, указывает на принадлежность растений к разным химическим расам, отличающимся по определенным генам. Исследование нескольких тысяч особей сапониноносных растений (диоскорея, агава и др.) показало, что их химический состав весьма сильно варьирует.

По связи полиплоидии с химизмом растений данных еще мало. Пока можно заключить, что тетраплоидия, дающая крупные растения, на химический состав их не влияет: процентное содержание разных веществ и их качественный состав остаются теми же.

Проф. **Р. Хенгауэр** (Лейден, Нидерланды) говорил о значении химических рас для изучения лекарственных растений. Так же, как и ряд других исследователей, он считает, что химическими расами у растений являются такие расы, которые отличаются только по химизму, но не по внешним морфологическим признакам. Он отметил, что впервые понятие «химические расы» было введно в науку Менсом (Moens, 1882 г.), который различал особые алкалоидоносные расы хинного дерева. Пенфольд (Penfold, 1927 г.) изучал в Австралии эфирномасличность эвкалиптов и установил наличие у них химических рас. У культивируемых растений легче образуются химические расы, чем у диких. У последних они обычно совпадают с ботаническими «инфраспецифическими» разновидностями. Отдельные экземпляры определенного вида могут иметь измененный химический состав: у них могут отсутствовать какие-либо компоненты различных веществ (например эфирных масел) или, наоборот, появляются новые компоненты, т. е. у них наблюдаются качественные изменения. Из таких экземпляров можно в культуре вывести химические расы. Для глюкозидов и ряда других веществ получено еще мало данных. Замечено, что у разных химических рас иногда бывает различное количество хромосом. В заключение своего сообщения Хенгауэр дал обзор известных химических рас у ряда полезных растений.

Проф. **Ж. Диллеман** (Париж) осветил влияние внешних факторов на содержание действующих веществ у растений, вырабатывающих синильную кислоту. Таких растений уже выявлено до 1000, но только около 100 видов достаточно изучены и глюкозиды их известны. Количество синильной кислоты, содержащееся в растениях, подвержено колебаниям. Это зависит от индивидуальных особенностей самого растения, а также от сроков вегетации и внешних факторов. Почва не имеет существенного значения, свет увеличивает образование синильной кислоты, а избыток влаги уменьшает ее содержание.

Проф. **Кузен** (Париж) посвятил свое сообщение табаку и его алкалоидоносности, а проф. **П. Ровести** (Милан) — некоторым эфирномасличным растениям.

Наш соотечественник **Г. С. Ильин** (Москва, Институт биохимии им. А. Н. Баха Академии наук СССР) представил сообщение по биосинтезу алкалоидов в табачном растении. Работы Ильина хорошо известны и на них мы останавливаться не будем.

Помимо вышеуказанных сообщений были и другие. В них также было освещено много новых и оригинальных фактов. Однако размеры статьи не позволяют нам остановиться на них. Всем интересующимся можно рекомендовать ознакомиться лично с изданными «Трудами» конференции.[1]

Время конференции в Вагенингене (9—11 IX) было выбрано так, чтобы участники после окончания ее работы могли отправиться в Лейден на XVII Международный конгресс фармацевтических наук (12—14 IX), на котором лекарственным растениям было уделено также большое внимание. Этому конгрессу можно было бы посвятить специальное сообщение.

Организация Международной конференции по лекарственным и полезным растениям и ее проведение заслуживают полного одобрения. Организаторы ее сделали все возможное для ее успеха и для создания участникам наибольших удобств.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

В. С. Соколов.

(Получено 19 VI 1958).

ОБ ОРГАНИЗАЦИИ ГРУЗИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

В марте 1958 г. при Академии наук Грузинской ССР организовалось Грузинское ботаническое общество.

Общее собрание учредителей, на котором присутствовало 88 человек, утвердило устав Общества, был избран Совет Общества и Ревизионная комиссия.

Председателем Общества избран академик Академии наук Грузинской ССР (АН ГССР) проф. Николай Николаевич Кецховели. Заместителями избраны академики АН ГССР профессора Василий Захарьевич Гулисашвили и Леван Иванович Джапаридзе. Секретарем избрана канд. биолог. наук Тамара Александровна Кезели.

При обществе организованы секции: **Физиологии и биохимии** (руководитель акад. АН ГССР, проф. Леван Иванович Джапаридзе), **Анатомии и морфологии** (руководитель канд. с.-х. наук доц. Ксения Ефремовна Цхакая), **Флоры и систематики** (руководитель канд. биолог. наук доц. Анна Лукиановна Харадзе), **Геоботаники и растительности** (руководитель доц. Михаил Федорович Сахокия), **Культурных растений, селекции и генетики** (руководитель член-корр. АН ГССР проф. Владимир Леванович Менабде), **Дендрологии и декоративных растений** (руководитель канд. биолог. наук доц. Владимир Иванович Матикашвили), Низших растений (руководитель докт. биолог. наук проф. Екатерина Михайловна Эристави).

---

[1] Pharmaceutisch weekblad overdruk nit de nummers ven 2 en 16 nov., 1957, №№ 22, 23.— Farmacognistische rubrik tevens voortzenting van Herba, organ der Nederlanse verniging voor genes Kruidtuinen, Jaargang 15, №№ 3—8.

В эти секции к 1 июля 1958 г. вступило 300 членов. Секциями уже проведено по 2—3 заседания, на которых заслушаны научные доклады. Одно заседание Секции флоры и систематики было посвящено 95-летию со дня смерти выдающегося финского ботаника Х. Х. Стевена.

Н. Н. Кецховели.

(Получено 4 VIII 1958).

К ИЗДАНИЮ «ФЛОРЫ ЕВРОПЫ»

В 10-м номере «Ботанического журнала» за 1957 г. опубликована информация о плане работ по созданию «Флоры Европы», причем было указано, что новое капитальное издание охватит все страны Европейского материка за исключением СССР. В дальнейшем, однако, после дополнительного обсуждения этого вопроса Редакционным комитетом «Флоры» было решено охватить материк Европы полностью, включив всю европейскую часть СССР до Урала, с Крымом, но без Кавказа. Советские ботаники приглашаются поэтому принять широкое участие в составлении «Флоры Европы» К настоящему моменту Редакционным комитетом разработаны основные положения, которыми должны руководствоваться авторы при составлении рукописей для «Флоры». Эти положения, а также образцы некоторых обработок имеются во Всесоюзном ботаническом обществе и могут быть пересланы желающим принять участие в написании «Флоры Европы».

Редакционный комитет обращается ко всем систематикам с просьбой присылать в его адрес оттиски работ по систематике, особенно за последние 10 лет. (Адрес: V. H. Heywood, Ph. D., Secretary, The Hartley Botanical Laboratories of the University, Liverpool 3, England).

Систематиков, желающих участвовать в составлении «Флоры Европы», просим направлять заявки на обработку того или иного семейства или рода в адрес Всесоюзного ботанического общества (Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2).

Консультант Редакционного комитета «Флоры Европы» по СССР

Б. К. Шишкин.

ИСПРАВЛЕНИЯ ПО XLIII ТОМУ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА» (1958 г.)

№	Автор	Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
5	В. Я. Колданов	715	18 сверху	и не пополняли их	и пополняли их
»	Д. Д. Сапко	753	20—21 снизу	Hybrid *Chenopodium officinalis* L.	Interspecific hybrids *Chenopodium anthelminthicum* L. × × *Ch. ambrosioides* L.
9	Г. Штуббе	1363	9 сверху	В. Ротмалер	К. Циммерман
»	»	1364	31 снизу	пленчатого	фуркатного
»	»	1365	5 сверху	nutis	mutis
»	»	»	18 »	колосьев	колосков
»	»	1366	8 снизу	Раус	Баух
»	»	1367	6 сверху	Шибе	Скибе
»	»	1372	26 »	У репы	У свеклы
»	»	1374	24 »	двухрядных	фуркатных и
»	»	1375	33 »	у полиплоидных	у гаплоидных

Редакция.

VOL. XLIV № 1

JANUARY 1959

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

On the agrobiological science and the erroneous position of the «Botanical Journal» 3

P. E. Sosin. The evaluation of morphological characters of *Gasteromycetes* with respect to their adaptive significance 9

H. V. Ivanovskaya. The endosperm structure of the hybrid caryopses produced by crossing two species of wheat (*Triticum durum* Desf. and *T. vulgare* Vill.) with lymegrasses (*Elymus arenarius* L. and *E. giganteus* Vahl.). (With ten figures) 19

T. A. Rabotnov. Regarding the exact meaning of the term «meadow». 35

A. P. Jousé. The main phases in the development of the flora of marine diatoms in the Far Eastern seas of the U. S. S. R. at the end of the Tertiary, and during the Quaternary period. (With four plates) 44

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 56

U. D. Soskov. A device for the rapid drying of plants for herbarium during transportation. (With two figures). (56). — **B. T. Matiyenko.** Infiltration used in microscopic studies of the pulp of juicy fruits. (59).

REPORTS 61

N. L. Delaunay. The duration of the phases of microsporogenesis in *Tradescantia paludosa*. (With one plate). (61). — **U. V. Teslenko.** A contribution to the study of the Miocene flora of the maritime area to the north of the sea of Azov. (With two plates). (64). — **H. I. Preobrazhenskaya.** On the comparative resistance to radiation of different species of cultivated plants. (68). — **A. A. Domashova.** *Uredinales* of the Terskei Ala-tau mtn. range (Kirghiz S. S. R.). (74). — **S. E. Vompersky.** The structural features of root systems of *Pinus silvestris* L. on drained peat soils. (With seven figures). (79). — **G. V. Delle.** *Ginkgoales* from the Jurassic deposits of the Tkvarcheli coal basin. (Georgian S. S. R.). (With two plates and five figures). (87). — **Z. G. Bespalova.** A contribution to the biology of *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. (With ten figures). (92). — **N. P. Kiryalov, M. A. Litvinov, V. O. Mokhnach** and **T. N. Naugolnaya.** Galbanic acid and its derivatives, the new antibiotics of plant origin. (101). — **V. P. Goloskokov.** Floristic investigations in the Dzungarian Ala-tau mtn. range. (104). — **V. V. Ivanov.** The remains of forests in the valleys of the rivers Bolshoi Uzen and Maly Uzen. (109). — **G. V. Vassilchenko.** Some characteristic features of *Malus pallasiana* Juz. in the Altai mts. (With one figure). (113).

P. D. Sokolov. Acontribution to the investigation of tannin content of *Polygonum divaricatum* L. (with one figure). (116).

Page

SURVEY OF LITERATURE 118

T. M. Bushuyeva. Biochemical activity of plant mitochondria. (118).

REVIEWS 133

F. L. Shchepotiyev. Trees, shrubs and ligneous lianas of the Sakhalin island. (A short key for identification). By *A. I. Tolmachev*, 1956, (133).

HISTORY OF SCIENCE 135

N. S. Mitrofanova. The analysis of the herbarium of Johann and Georg Forsters available at the Moscow State University. (135).

PERSONALIA 138

S. J. Lipschitz and **P. A. Baranov.** To the seventieth birthday of Nicolai Alexandrovich Komarnitzky. (With a portrait). (138).

SCIENCE ABROAD 143

I. E. Kamnev and **R. V. Pevgova.** From the history of the Pyengyang Botanical Garden. (143).

CHRONICLE 145

V. S. Sokolov. International Conference on Medicinal and Useful Plants in Wageningen (Netherlands). (145). — **N. N. Ketzkhoveli.** On the foundation of the Botanical society of Georgia. (148). — **B. K. Schischkin.** On the edition of «Flora Europaea». (149).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Об агробиологической науке и ложных позициях «Ботанического Журнала» . . . 3

П. Е. Сосин. Морфологические признаки гастеромицетов (*Gasteromycetes*) с точки зрения их приспособительного значения 9

Е. В. Ивановская. Строение эндосперма зерновок, полученных от опыления пшениц (*Triticum durum* и *Tr. vulgare*) элимусами (*Elymus arenarius* и *E. giganteus*). (С 10 рис.) 19

Т. А. Работнов. Что считать лугом? 35

А. П. Жузе. Основные этапы развития флоры морских диатомовых водорослей (*Diatomeae*) на Дальнем Востоке в третичном и четвертичном периодах. (С 4 табл. рис.) 44

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 56

Ю. Д. Сосков. Приспособление для быстрой сушки в пути растений для гербария. (С 2 рис.). (56). — **Б. Т. Матиенко.** Применение инфильтрации при микроскопическом изучении клеток мякоти сочных плодов. (59).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ 61

Н. Л. Делоне. Длительность прохождения фаз при микроспорогенезе у *Tradescantia paludosa*. (С 1 табл. рис.). (61). — **Ю. В. Тесленко.** Материалы к изучению миоценовой флоры Северного Приазовья. (С 2 табл. рис.). (64). — **Е. И. Преображенская.** О сравнительной радиорезистентности различных видов культурных растений. (68). — **А. А. Домашова.** Ржавчинные грибы (*Uredinales*) хребта Терскей-Алатау Киргизской ССР. (74). — **С. Э. Вомперский.** Особенности строения корневых систем *Pinus silvestris* L. на осушенных торфяных почвах. (С 7 рис.). (79). — **Г. В. Делле.** Гинкговые (*Ginkgoales*) из юрских отложений Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. (С 5 рис. и 2 табл. рис.). (87). — **З. Г. Беспалова.** К биологии *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) М. В. (С 10 рис.). (92). — **Н. П. Кирьялов, М. А. Литвинов, В. О. Мохнач** и **Т. Н. Наугольная.** Гальбановая кислота и ее производные как новые антибиотики растительного происхождения. (101). — **В. П. Голоскоков.** Флористические исследования в Джунгарском Алатау. (104). — **В. В. Иванов.** Остатки лесов в долинах Узеней (109). — **Г. В. Васильченко.** Некоторые особенности *Malus pallasiana* Juz. на Алтае. (С 1 рис). (113). — **П. Д. Соколов.** К изучению таннидоносных свойств *Polygonum divaricatum* L. (С 1 рис.). (116).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 118

Т. М. Бушуева. Биохимическая активность растительных митохондрий. (118).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 133

Ф. Л. Щепотьев. *А. И. Толмачев.* Деревья кустарники и деревянистые лианы Сахалина. (Краткий определитель). 1956. (133).

ИСТОРИЯ НАУКИ 135

Н. С. Митрофанова. Анализ гербария Иоганна и Георга Форстеров, хранящегося в Московском государственном университете. (135).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 138

С. Ю. Липшиц и **П. А. Баранов.** Семидесятилетие Николая Александровича Комарницкого. (С 1 портретом). (138).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ 143

И. Е. Камнев и **Р. В. Певгова.** К истории Пхеньянского ботанического сада. (143).

ХРОНИКА 145

В. С. Соколов. Международная конференция по лекарственным и полезным растениям в Нидерландах. (145). — **Н. Н. Кецховели.** Об организации Грузинского ботанического общества. (148).—**Б. К. Шишкин.** К изданию «Флоры Европы». (149).

Исправления по XLIII тому «Ботанического журнала» (1958 г.) 149

Подписано к печати 3/I 1959 г. М-21402. Бумага $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. $4^3/_4$.
Печ. л. $9^1/_2 = 13.01$ усл.-печ. л. + 5 вкл. Уч.-изд. л. 15.10. Тираж 3525.
Заказ № 843.

1-я тип. Изд. Академии наук СССР, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.